

E. STIX

POLLENMORPHOLOGISCHE
UNTERSUCHUNGEN AN COMPOSITEN

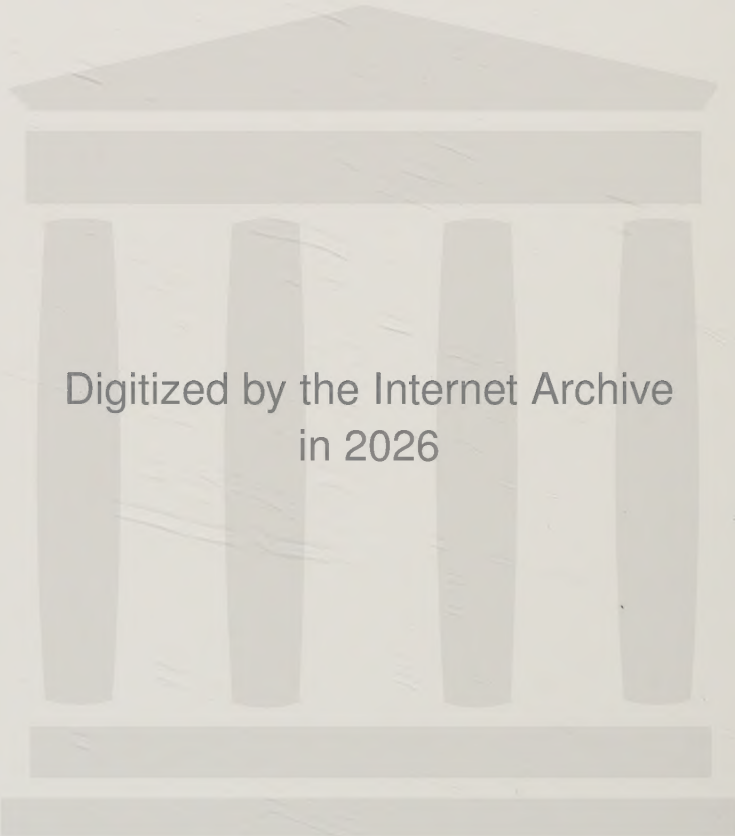


VOL. 2: 2, S. 39-114

München

~~UDPSALA~~ 1960

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI AB



Digitized by the Internet Archive
in 2026

POLLENMORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN COMPOSITEN

VON

ERIKA STIX

Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde der
Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität
München; eingereicht am 8. Januar 1960

1. Berichterstatter: Prof. Maximilian

Tag der mündl. Prüfung: *24. 1. 1960*

Meinen lieben Eltern in Dankbarkeit zugeeignet

Lebenslauf

Am 22. März 1934 wurde ich, Erika Stix, in Rathenow, Mark Brandenburg geboren als Tochter des Chemikers Dr. Ing. Edmund Stix und seiner Frau Katharina geb. Sonntag. Zusammen mit meinen vier Geschwistern wuchs ich in Premnitz, Kreis Westhavelland auf und besuchte dort von April 1940 bis September 1944 die Volksschule, von September 1944 bis April 1946 die Hauptschule und von April 1946 bis März 1950 in Rathenow die Oberschule für Mädchen. Ende März übersiedelten meine Eltern nach Bobingen bei Augsburg, wo ich auch jetzt noch wohne. Ab 15. April 1950 war ich Schülerin der Mädchenoberrealschule der Englischen Fräulein zu Augsburg und erhielt dort am 14. Juli 1953 das Reifezeugnis. Am 3. November 1953 begann ich als ordentlicher Studierender der Ludwig-Maximilians-Universität zu München das Studium der Naturwissenschaften, das ich ohne Unterbrechung bis zum Sommersemester 1957 fortsetzte. Vom 18. Juni 1957 bis zum 14. Juli 1959 war ich Stipendiat des schwedischen Staatlichen Naturwissenschaftlichen Forschungsrates. Ich bearbeitete im Palynologischen Laboratorium, Stockholm-Solna unter Leitung von Prof. Dr. G. Erdtman das von Herrn Prof. Dr. H. Merxmüller, München als Doktorarbeit gestellte Thema „Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen“.



POLLENMORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN COMPOSITEN¹

VON

ERIKA STIX

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit vom 1. Juli 1957 bis 30. Juni 1959 im Palynologischen Laboratorium des schwedischen Staatlichen Naturwissenschaftlichen Forschungsrates in Stockholm-Solna durchgeführt.

Es ist mir ein aufrichtiges Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Erdtman für die Gastfreundschaft in seinem Institut, seine umsichtige Anleitung und die mir durch ihn zuteil gewordene Unterstützung herzlich zu danken.

Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. H. Merxmüller für die Überlassung des interessanten Themas, die Auswahl der zu bearbeitenden Gattungen und die vielfache Anregung.

Dem schwedischen Staatlichen Naturwissenschaftlichen Forschungsrat danke ich für die Gewährung eines Stipendiums, das mir die Durchführung der Arbeit ermöglichte.

INHALT

Einleitung	42
Hauptteil	43
A. Brechungsindex einiger Compositenpollen	46
B. Pollenmorphologie der Compositen	53
1. Allgemeiner Teil	53
2. Spezieller Teil	64
C. Pollenmorphologie und Systematik	96
Zusammenfassung	98
Literatur	99
Tafelerklärungen	102
Tafelanhang	105

¹ Aus dem Institut für Systematische Botanik der Universität München.

Einleitung

Mit seinen 1890 veröffentlichten „Beiträgen zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner“ wurde Hugo Fischer zum Begründer der modernen Pollenmorphologie. Seine Beobachtungen, die er an Vertretern sehr vieler Familien durchführte, zeigen ein besonderes Interesse an Compositen; so findet man unter seinen Abbildungen vor allem Teile des Sporoderms von Compositenpollen dargestellt. Diese sind äußerst exakt gezeichnet und in Anbetracht der damaligen mikroskopischen Ausrüstung geradezu hervorragend. Von kleinen Änderungen abgesehen, konnte die Struktur der Exine mit den heutigen lichtmikroskopischen Instrumenten bestätigt werden. Bis Ende der zwanziger Jahre liegen außer Fischers Arbeiten auf diesem Gebiet nur weniger bedeutende Beiträge vor. Erst Wodehouse (1926–35) wandte sich wieder der Erforschung der Compositenpollen zu. Seine Ergebnisse sind heute noch für die Auswertung der Pollenmorphologie in der Systematik von größtem Interesse. Seit dieser Zeit wurden Arbeiten, die alle oder wenigstens die pollenmorphologisch wichtigen Triben der Compositen umfassen, nicht mehr unternommen. Nur noch einzelne Gattungen fanden in der Folgezeit Beachtung, so *Centaurea* durch Wagenitz (1955) und die Gattung *Fitchia* durch Carlquist (1957). Die Cichorieae studierte Pausinger-Frankenburg (1951).

Da sich die Systematik in zunehmendem Maße der Pollenmorphologie bedient, schien uns eine weitere Untersuchung dieses Gebietes von Bedeutung.

Die vorliegende Arbeit ist ein Versuch, die Pollenmorphologie von 225 Compositenarten darzustellen. Bereits bei der Auswahl des Materials bevorzugten wir in Anlehnung an die Arbeiten von Merxmüller (1954, 1956) solche Arten, deren Stellung im natürlichen System als nicht völlig gesichert gilt. Durch die Ermittlung genauerer pollenmorphologischer Daten hofften wir, die Systematik der Compositen zu fördern. Besonderes Gewicht war deshalb auf die richtige Deutung der mikroskopischen Befunde zu legen, weshalb zunächst die Brechungsindices der Exinen ermittelt werden sollten. Von den dadurch gewonnenen Erkenntnissen versprachen wir uns einen nicht unwesentlichen Beitrag zur richtigen Deutung der oft schwierig zu bestimmenden Einzelheiten des Sporoderms und der Aperturen. Im pollenmorphologischen Teil der Arbeit sollte besonderer Wert auf die Homologisierung der Sporodermsschichten gelegt werden. Dabei

wurde besonders auf den Ursprung der Fachausdrücke und deren eventuellen Bedeutungswandel seit ihrer Entstehung geachtet.¹ Bei der Zusammenstellung der Pollentypen sollten besonders die Unterschiede in der Ausbildung der Exine zur Abgrenzung herangezogen werden.

Das Pflanzenmaterial stammt von folgenden Herbarien oder botanischen Gärten:

Argentinien: Cordoba (CORD), Museo Botanico.

Brasilien: Rio de Janeiro (R), Divisão de Botânica do Museu Nacional.

Deutschland: München (M), Botanische Staatssammlung.

Peru: Lima (USM), Herbario Univ. San Marcos.

Schweden: Göteborg (GB), Botaniska Trädgård; Lund (LD), Botaniska Trädgård; Stockholm (S), Naturhistoriska Riksmuseet und Stockholm (SBT), Hortus Bergianus.

U.d.S.S.R.: Leningrad (LE), Herbarium der Systematischen und Pflanzengeographischen Abteilung des Botanischen Institutes der Akademie der Wissenschaften.

Außerdem stand frisches Material aus der Umgebung von Cordoba, Argentinien zur Verfügung (von Professor Dr. Erdtman im Dezember 1958 eingesammelt).

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die mir Erlaubnis gaben, in den oben genannten Herbarien und botanischen Gärten Pollenmaterial zu sammeln, oder die mich durch Übersendung einzelner Pollenproben bei der Sammlung des Materials unterstützten.

Untersuchungsmethoden

Zur mikroskopischen Untersuchung der Pollenkörner wurden die pollenführenden Blütenteile azetolysiert (Erdtman 1934, Erdtman 1952) und, falls die Pollenkörner nach dieser Behandlung eine dunkelbraune Farbe hatten, ein Drittel außerdem gebleicht (Erdtman 1936, S. 156). Die so behandelten Pollenkörner eigneten sich für ein mehr oder weniger grobes Studium der Exine. Messungen wurden nur an azetolysierten Pollenkörnern durchgeführt. Für genaue spo-

¹ Wenn ein neuer Begriff mit einem schon früher angewendeten Namen belegt wurde, so handelt es sich meistens um eine Präzisierung des Fachausdrucks. Jede Änderung des ursprünglichen Sinns wurde ausdrücklich vermerkt.

rodermstratigraphische Untersuchungen reicht diese Methode nicht immer aus, da durch die Azetolyse nicht nur das Protoplasma und die Intine der Pollenkörner, sondern auch Substanzen zwischen und auf den Sexineelementen der Exine aufgelöst werden. Weiterhin war es oft schwierig oder unmöglich, Unterschiede in der morphologisch fast nicht differenzierten inneren Schicht der Exine (= Nexine) festzustellen. Als wichtige Ergänzung der Azetolysemethode war daher das Studium an frischem, in geeigneten Mitteln fixierten Pollenmaterial anzusehen. Da aber das Protoplasma das Studium an ganzen frischen Pollenkörnern sehr stark behinderte, erwies es sich als notwendig, die Pollenkörner zu schneiden.

Das Schnittmaterial wurde 24 Std. in Eisessig fixiert. Dem Eisessig wurde der Vorzug gegeben, da andere Fixierungsmittel, wie 3 %iges Formalin und 70 %iger Alkohol, oft nachteilig auf die Färbung der Schnitte mit Fuchsin einwirkten. Mit Alkohol oder Formalin fixierte Pollenkörner nehmen den Farbstoff Fuchsin nicht oder nur sehr schwach auf. Nach der Fixierung wurde das Material mit Wasser gewaschen, dann stufenweise in Alkohol entwässert und in Metacrylat (1 Teil monomeres *n*-Methylmetacrylat und 7 Teile monomeres *n*-Butylmetacrylat) überführt. Die Suspension der Pollenkörner in Metacrylat wurde in Gelatine kapseln verteilt und ultravioletter Strahlung ausgesetzt, unter deren Einwirkung das Metacrylat polymerisierte. Das pollenführende Sediment wurde in der Regel am Spencer-Mikrotom geschnitten (American Optical Company, modifiziertes Modell 820, Schnittdicke um 95 % herabgesetzt). Nur ausnahmsweise wurde das Sjöstrand-Mikrotom verwendet (Firma LKB-Produkt, modifiziertes Modell: Umdrehungszahl um die Hälfte herabgesetzt, $U/min = 1350/35,5$).¹ Das Material wurde für dieses Mikrotom in isotonischer Osmiumtetroxydlösung fixiert. Die Schnittdicke betrug für das Spencer-Mikrotom ca. $0,5 \mu$, für das Sjöstrand-Mikrotom ca. $0,1 \mu$. In beiden Fällen wurde das Metacrylat der Schnitte durch Azetonbehandlung aufgelöst. Die am Sjöstrand-Mikrotom hergestellten Schnitte wurden ohne weitere Behandlung in Glyzerin eingebettet und im UV-Mikroskop mikrophotografiert, die am Spencer-Mikrotom hergestellten Schnitte wurden etwa 4 Std. mit alkoholischer Fuchsin-B-Lösung gefärbt und in geeigneten Medien eingebettet.

Zur Ermittlung eines Einbettungsmittels mit guten optischen Eigen-

¹ Ausführliche Beschreibung der Vorbehandlung der Pollenkörner und nähere Angaben über die Schnittechnik siehe Radwan-Praglowski (in Erdtman 1957) und Sjöstrand (1953 a, b).

schaften erwies es sich als notwendig, den Brechungsindex der Pollenkornwand zu bestimmen. Die Pollenkörner wurden für diese Untersuchungen azetolysiert, in Metacrylat eingebettet und ca. $1\ \mu$ dick geschnitten. Die Schnitte wurden nicht gefärbt. Zur Bestimmung des Brechungsindex der Exine wurden folgende Einschlußmittel mit bekanntem Brechungsindex verwendet:

Einbettungsmittel	$n_D\ 24^\circ\text{C}$
Zedernöl	1,503
Nelkenöl	1,541
Monobrombenzol	1,560
Zimtöl	1,602
Clearax	1,666
Methylenjodid	1,754

Die fehlenden Zwischenstufen wurden durch Mischung zweier oben genannter Flüssigkeiten hergestellt und ihre Brechungsindices mit dem Mikrorefraktometer nach Jelley bestimmt. Die erzielbare Genauigkeit der Bestimmungen betrug $\pm 0,001$ (Jelley 1934). Da die Schnitte mit zunehmender Ähnlichkeit des Brechungsindex von Objekt und Einbettungsmittel immer schwieriger auf dem Objektträger zu sehen waren, wurden die mit einem Deckglas bedeckten Schnitte zunächst in Luft eingebettet und im Dunkelfeld orientiert. Erst dann wurde das gewünschte Einbettungsmittel mittels eines Glasstabes unter das Deckglas gebracht.

Die mikroskopischen Untersuchungen wurden mit Mikroskopen der Firma E. Leitz, Wetzlar ausgeführt. Die morphologischen Untersuchungen und Messungen geschahen unter Ölimmersion (Apochromat $90\times$, n.A. = 1,32; Okular $8\times$ periplan, Messokular $6\times$, 1 Teilstrich = $1,04\ \mu$). Die Untersuchungen zur Bestimmung des Brechungsindex wurden mit dem gleichen Mikroskop mit Phasenkontrastausrüstung durchgeführt (Apochromat Pv $70\times$, n.A. = 1,15; Okular wie oben). Für alle Untersuchungen im Phasenkontrast wurde Blaugrünfilter in Kombination mit Gelbfilter verwendet (Michel 1950). Die Zeichnungen wurden mit einem monokularen Mikroskop Modell A mit Spiegelaufsatz angefertigt (Apochromat $90\times$, n.A. = 1,32; Kompensationsokular $6\times$). Die Photographien sind Plattenaufnahmen mit dem Aristophot und Ortholuxmikroskop mit Immersionsoptik (Apochromat $90\times$, n.A. = 1,40; Okular $6\times$ periplan).

A. Brechungsindex einiger Compositenpollenkörner

Der Brechungsindex mikroskopisch kleiner durchscheinender Objekte kann mit Hilfe der Welckerschen Regel bestimmt werden (Welcker 1855). Bei hoher und niedriger Einstellung des Mikroskop-tubus beobachtete Welcker die Helligkeitsunterschiede mikroskopischer Objekte (z.B. Spermatozoiden), die wesentlich vom Brechungsindex des verwendeten Einbettungsmittels abhängen. Mikroskopische Objekte können bei hoher Einstellung des Mikroskops ein helles oder dunkles Aussehen annehmen. Das Objekt erscheint hell, wenn der Brechungsindex des Objekts höher, dagegen dunkel, wenn er niedriger ist als der des Einbettungsmittels. Senkt man den Tubus ein wenig, so erscheint im ersten Fall das Bild dunkel, im zweiten hell. Für die Darstellung der Exine macht man sich diesen Effekt zunutze (Zeichnungen in Erdtman 1939, 1943, 1952 b, in Selling 1944, in Iversen und Troels-Smith 1950). Man nennt ihn LO- bzw. OL-Effekt (Erdtman 1952 a, 1956). L bedeutet Helligkeit (lat. lux), O bedeutet Dunkelheit (lat. obscuritas). Die Unterschiede zwischen Hell und Dunkel treten deutlicher hervor, wenn Phasenkontrast mit der oben genannten Filterkombination angewendet wird. Außerdem kommt dann beim weiteren Senken des Tubus ein drittes Bild hinzu, das sich von dem der ersten Einstellung nur durch etwas verschwommene Konturen unterscheidet, in der Helligkeit aber mit ihm übereinstimmt. Bringt man also ein Objekt mit unbekanntem Brechungsindex in ein Medium von bekanntem Brechungsindex, so kann man aus der Aufeinanderfolge von Hell (L) und Dunkel (O) bestimmen, ob der Brechungsindex des Objekts höher oder niedriger ist als der des Mediums. Verschwinden die Konturen zwischen Objekt und Einbettungsmittel, so ist der Index des Objekts gleich dem des Einbettungsmittels.

Im folgenden soll am Beispiel von *Echinops sphaerocephalus* das Verhalten der Schnitte in je einem Einbettungsmittel mit niedrigerem und höherem Brechungsindex als dem des Objekts beschrieben werden. Die Einschlußmittel sind Glyzeringelatine ($n_D = 1,47$) und Clearax ($n_D = 1,67$). Die Beobachtungen wurden im Phasenkontrast mit der oben genannten Filterkombination durchgeführt. In Glyzeringelatine erscheint ein Baculumquerschnitt bei hoher Tubuseinstellung hell (L), bei mittlerer dunkel (O) und bei tiefer wieder hell (L). Zwischen den Bildern dieser drei Einstellungen liegen zwei Bilder, an denen man eine helle Baculumbegrenzung beobachten

Beobachtungen:

Pflanzen- name	Einbettungsmittel	n_D 24°C	Tönung der Exine
<i>Calendula algeriensis</i>	Monobrombenzol	1,560	LOL { Sexine + Nexine 1 in Aperturnähe LOL, Nexine 2 OLO OLO
		1,566	
	Monobrombenzol + Zimtöl	1,581	
		1,582	
		1,583	
	Zimtöl	1,590	
<i>Mutisia philippii</i>	Monobrombenzol	1,560	LOL { Sexine + Nexine 1 in Aperturnähe LOL, Nexine 2 OLO OLO
		1,565	
	Monobrombenzol + Zimtöl	1,566	
		1,567	
		1,570	
<i>Helenium autumnale</i>	Monobrombenzol	1,560	LOL { Sexine + Nexine 1 LOL, Nexine 2 OLO OLO
		1,563	
		1,565	
	Monobrombenzol + Zimtöl	1,567	
		1,567	
		1,570	
	Zimtöl	1,602	
<i>Vernonia angusti- folia</i>	Nelkenöl	1,541	LOL { Sexine + Nexine 1 LOL, Nexine 2 OLO OLO
	Monobrombenzol	1,560	
		1,565	
	Monobrombenzol + Zimtöl	1,566	
		1,567	
		1,570	
	Zimtöl	1,602	
<i>Inula germanica</i>	Monobrombenzol	1,560	LOL { Sexine + Nexine 1 LOL, Nexine 2 OLO OLO
		1,562	
	Monobrombenzol + Zimtöl	1,563	
		1,566	
<i>Echinops sphaero- cephalus</i>	Nelkenöl	1,541	LOL { Sexine + Nexine 1 LOL, Nexine 2 OLO OLO
	Monobrombenzol	1,560	
		1,561	
		1,562	
	Monobrombenzol + Zimtöl	1,570	
		1,571	
		1,572	
		1,576	
	Zimtöl	1,602	

Zusammenfassung der Meßergebnisse:

Pflanzenname	n_D 24°C
<i>Calendula algeriensis</i>	1,581–1,582
<i>Mutisia philippii</i>	1,566–1,567
<i>Helenium autumnale</i>	1,566–1,567
<i>Vernonia angustifolia</i>	1,565–1,566
<i>Inula germanica</i>	1,562–1,563
<i>Echinops sphaerocephalus</i>	1,561–1,572
<i>Ligularia clivorum</i>	1,548–1,552
<i>Helianthus giganteus</i>	1,547–1,548
<i>Taraxacum vulgare</i>	1,541–1,542
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	1,538–1,539
<i>Aster puniceus</i>	1,538–1,539
<i>Osteospermum ecklonis</i>	1,532–1,533
<i>Eupatorium cannabinum</i>	1,532–1,533

kann. Diese bewegt sich beim Senken des Tubus von der hohen zur mittleren Einstellung zum schwächer brechenden Medium, d.h. zur Glyzeringelatine und beim Senken von der mittleren zur tiefen Einstellung zum stärker brechenden Medium, d.h. zur Mitte des Baculumquerschnittes. Die Bewegungsrichtungen sind in den Abbildungen durch Pfeile angedeutet. Diese Begrenzungslinie wird als Beckesche Linie gedeutet (vgl. Romeis 1948). Sie tritt oft an Rändern mikroskopischer Objekte, die unter ähnlichen Bedingungen beobachtet werden, auf und darf nicht für eine eigene Schicht des betreffenden Objekts gehalten werden. Ein Pollenkornschnitt, der etwa 7μ von der Äquatorebene des Pollenkorns entfernt ist und parallel zu ihr liegt, zeigt für die gleichen Einstellungen die entsprechenden Bilder (Abb. 1. A 1–5). Zu bemerken ist, daß der äußere Teil der Nexine 2 aus sehr lockerer Substanz besteht, an den Stellen ihrer größten Ausdehnung sogar mit Hohlräumen bis zu einem Durchmesser von 1μ versehen ist, und sich daher umgekehrt verhält: er ist im Einbettungsmittel Glyzeringelatine bei hoher Einstellung dunkel, bei mittlerer hell und bei tiefer wieder dunkel. An den Rändern des Schnittes kann an den dazwischenliegenden Einstellungen wieder die Beckesche Linie beobachtet werden. An den Bacula ist der LO- bzw. OL-Effekt deutlicher zu beobachten. Die Nexine 1 ist mit der Beckeschen Linie nicht zu verwechseln, da jene mehr als doppelt so dick wie diese ist. Die Nexine 2 schließt nach innen nicht mit einer besonderen lichtmikroskopischen Schicht ab, d.h. eine Endonexine (vgl. Erdtman

1952a) ist an dem untersuchten Objekt nicht vorhanden. Daß an der Existenz einer Endonexine nicht gezweifelt werden kann, geht u.a. aus verschiedenen Abbildungen von B. M. Afzelius hervor (z.B. 1956, pl. III, fig. 2). Auch die Elemente des Tegillums folgen der Welckerschen Regel, die Bewegung der Beckeschen Linie ist aber wegen der Feinheit der Substanzelemente nicht mehr so gut festzustellen. Für das Einbettungsmittel Clearax sind die Beobachtungen an der Exine den veränderten Brechungsindices entsprechend: Pollenwandsubstanz erscheint bei hoher Tubuseinstellung dunkel (O), bei mittlerer hell (L) und bei tiefer unscharf dunkel (O). Die Beckesche Linie wandert bei Tubussenkung von der hohen zur tiefen Einstellung zuerst zur Pollensubstanz, dann zum Einbettungsmedium (Abb. 1. B 1–5).

Bettet man einen Schnitt durch ein nicht-azetolysiertes Pollenkorn von *Echinops banaticus* in einer Mischung von Glycerin und Wasser ein ($n_D = 1,36$), so bekommt man für alle Exineschichten das gleiche LO- bzw. im Phasenkontrast LOL-Muster wie bei Schnitten durch die Exine azetolysierter Pollenkörner, die im gleichen Einbettungsmittel beobachtet werden. Dagegen ist das Verhalten nicht-azetolysierter Pollenkörner im Einbettungsmittel mit höherem Brechungsindex als dem der Exine des azetolysierten Pollenkörners nicht in jeder Beziehung gleich. Umgibt man nämlich einen Schnitt durch ein nicht-azetolysiertes Pollenkorn von *E. banaticus* mit Methylenjodid ($n_D = 1,754$), so bekommt man bei der Beobachtung im Mikroskop bei den verschiedenen Einstellungen Bilder mit Helligkeitsunterschieden, die nur für bestimmte Schichten der Exine mit dem OL- bzw. im Phasenkontrast OLO-Muster azetolysierter Pollenkörner, die im gleichen Einbettungsmittel liegen, übereinstimmen. Der Unterschied liegt im Verhalten der inneren Nexine (= Nexine 2). Während die Sexine und die äußere Nexine (= Nexine 1) das erwartete OL- bzw. im Phasenkontrast OLO-Muster geben, sieht man die Nexine 1 zuerst hell (L), dann dunkel (O), sie zeigt also ein LO-Muster. Im Phasenkontrast tritt eine dritte Einstellung (L) hinzu.

Eine Erklärung dieses umgekehrten Verhaltens kann auf folgende Weise versucht werden: Die Sporodermsschichten, die in Methylenjodid ein OL-Muster zeigen, haben einen niedrigeren, die Sporodermsschichten, die im gleichen Einbettungsmittel ein LO-Muster zeigen, einen höheren Brechungsindex als Methylenjodid. Der Brechungsindex nicht-azetolysierter Pollenkörner von *E. banaticus* liegt also für die Sexine und Nexine 1 unter 1,754, für die Nexine 2 über

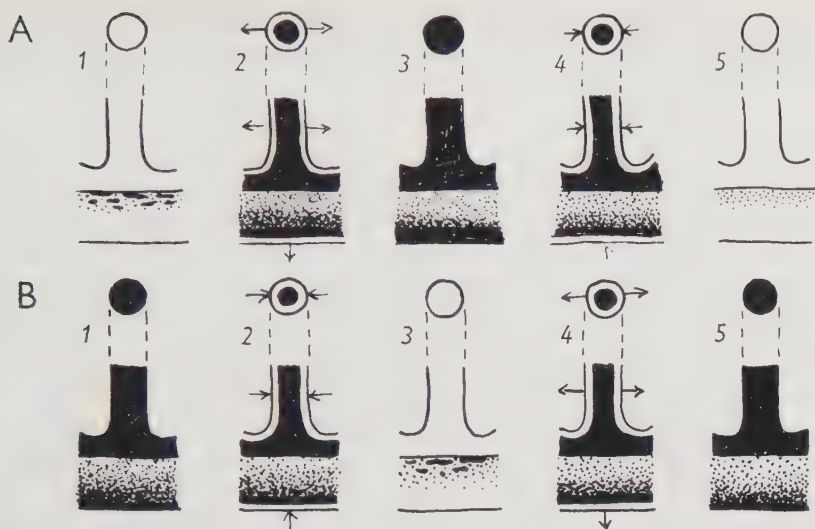


Abb. 1. Bilder der Schnitte durch Baculum und Nexine von *Echinops sphaerocephalus* in Glyseringelatine (A 1–5) und Clearax (B 1–5) beim Senken des Tubus im Phasenkontrast.

1,754. Ein Vergleich mit dem Brechungsindex der Exine azetolysierter Pollenkörner der gleichen Art zeigt, daß durch die Azetolyse der Brechungsindex der Nexine 2 um ein beträchtliches herabgesetzt wird. Er liegt bei azetolysierten Pollenkörnern von *E. banaticus* bei etwa 1,56, bei nicht-azetolysierten über 1,754. Eine genaue Bestimmung wurde nicht vorgenommen. Tafel XIX zeigt vier Schnitte durch ein Pollenkorn von *E. banaticus* in den Einbettungsmitteln Glycerin-Wasser ($n_D = 1,36$) und Methylenjodid ($n_D = 1,754$) ohne und mit Phasenkontrast. Die Schnitte 1, 3, 4 sind in der zweiten Einstellung, Schnitt 2 in der ersten Einstellung photographiert, Abb. 1–3 in der O-Einstellung, Abb. 4 in der L-Einstellung.

Die untersuchten Arten wurden so ausgewählt, daß von je einem Vertreter einer Tribus der Brechungsindex der Exine azetolysierter Pollenkörner untersucht wurde. Die Brechungsindices aller untersuchten Arten liegen zwischen $n_D = 1,53$ und $n_D = 1,59$. Der Brechungsindex der Exine azetolysierter Compositenpollen kann für etwa 1,55 angegeben werden. Da der Brechungsindex ein Ausdruck der Dichte ist, kann weiterhin festgestellt werden, daß die Pollenkörner von *Calendula*, *Mutisia*, *Helenium*, *Vernonia*, *Inula* und *Echinops* das dichteste Sporoderm haben. Die Dichte wiederum steht im Zusammenhang mit der Größe der Pollenkörner. Ganz allgemein kann gesagt

werden, je größer der Brechungsindex, desto länger ist auch die Polachse bzw. der Durchmesser des Äquators und desto dicker die Exine der Pollenkörner.

Die Schnitte sind mit zunehmender Ähnlichkeit zwischen Brechungsindex von Objekt und Einbettungsmittel immer schlechter zu erkennen. Haben Objekt und Einbettungsmittel gleiche Brechungsindices, sind keine Schnittkonturen mehr zu sehen. Daher werden Einbettungsmittel, deren Brechungsindices von denen des Objekts möglichst verschieden sind, vorgeschlagen (Brorson-Christensen 1954, Kolbe 1927, Romeis 1948; vgl. dagegen Ikuse 1953). Die Frage, ob der Brechungsindex des Einbettungsmittels vorteilhafter größer oder kleiner als der des Objekts gewählt werden soll, macht eine Betrachtung der theoretischen und praktischen Beobachtungsbedingungen notwendig. Aus der Formel für das Auflösungsvermögen eines Mikroskops $d = \lambda/A$ und $A = n \cdot \sin \varphi$ (Michel 1950, S. 274) geht hervor, daß das beste Resultat mit möglichst kurzer Wellenlänge und zweckmäßigem Brechungsindexunterschied zwischen Objekt und Einbettungsmittel erreicht werden kann. Die kürzeste noch für das Auge mit ausreichender Helligkeit ausnützbare Wellenlänge des sichtbaren Lichtes ist die des grünen Lichtes ($\lambda = 5200 \text{ \AA}$), das man durch die Wahl geeigneter Filter erhält (Blaugrün- + Gelbfilter). Für die Berechnung des Auflösungsvermögens eines Mikroskops gilt der niedrigste Brechungsindex aller zwischen Objekt und Frontlinse des Objektivs liegenden Medien. Es ist daher für eine Vergrößerung des Auflösungsvermögens bedeutungslos, die Brechungsindices von Einschlußmittel und Immersionsöl zu erhöhen, wenn nicht gleichzeitig der des Deckglases erhöht wird (Michel 1950). Dem Brechungsindex von Deckglas und Immersionsöl ist eine Grenze gesetzt, die für Deckgläser bei $n_D = 1,51$ liegt und für das verwendete Immersionsöl eine Größe von $n_D = 1,515$ hat. Ein Einschlußmittel mit niedrigerem Brechungsindex als $n_D = 1,51$ wirkt sich also auf das Auflösungsvermögen negativ aus, ein höherer vergrößert das Auflösungsvermögen nicht. Auf Grund der durchgeführten Beobachtungen bei den Messungen des Brechungsindex der Exine kann festgestellt werden, daß zwischen den Brechungsindices von Objekt und Einschlußmedium eine Differenz von 0,1–0,2 bestehen muß, damit man Compositenpollen genügend kontrastreich sehen kann. Da schon ein um 0,1 niedrigeres n_D das Auflösungsvermögen negativ beeinflußt, werden Einschlußmittel mit einem Brechungsindex von $n_D = 1,65$ bis 1,75 gute Resultate geben. (Taf. XIX, Abb. 2 und 3 zeigen Photographien

von Schnitten, die in Methylenjodid liegen.) Kolbe (1927) hält einen Unterschied von + 0,2 für optimal, Brorson-Christensen (1954) arbeitet mit Differenzen bis zu + 0,6.

B. Pollenmorphologie der Compositen

1. ALLGEMEINER TEIL

Die Terminologie schließt sich im wesentlichen an Erdtman (1952a) und Erdtman und Vishnu-Mittre (1957) an.

a) Polarität, Symmetrie, Gestalt und Grösse.

Die Pollenkörner sind isopolar, d.h. sie lassen sich durch eine Ebene (= Äquatorebene) in zwei gleiche Teile teilen. Proximaler und distaler Pol sind gleich.

Die Pollenkörner sind radiärsymmetrisch.

Die Gestalt eines Pollenkorns läßt sich von der eines Rotationsellipsoids ableiten. Die Polachse entspricht der Rotationsachse. Die Körner sind in Polansicht mehr oder weniger kreisförmig oder wegen Besonderheiten in der Apertur- und Sporodermbildung abgerundet dreieckig. Für die Äquatoransicht gilt je nach dem Verhältnis der Polachse (P) zum Durchmesser des Äquators (E) folgende Formenteilung:

	P/E
Peroblat	$< 4/8$
Oblat	$4/8-6/8$
Subsphäroid	$6/8-8/6$
suboblat	$6/8-7/8$
oblat sphäroid	$7/8-8/8$
prolat sphäroid	$8/8-8/7$
subprolat	$8/7-8/6$
Prolat	$8/6-8/4$
Perprolat	$> 8/4$ (Erdtman 1946).

Peroblate Körner sind unter den Compositen nicht gefunden worden.

Die Größe eines Pollenkorns wird durch seine längste Achse bestimmt. Sie variiert zwischen 15 und 110 μ . Die Durchschnittsgröße liegt bei 30 μ .

b) Aperturen.

Als Aperturen der Pollenkörner werden ganz allgemein mehr oder weniger deutlich begrenzte Öffnungen und dünne Stellen (Tenuitäten)

der Exine bezeichnet, durch die der Pollenschlauch herauswachsen kann.

Schon Fischer (1890, S. 16) unterscheidet zwischen „verdünnten Teilen der Exine“ (Austrittstellen) und „wirklichen Löchern der Außenhaut“ (Keimporen). Außerdem unterscheidet er zwischen runden und langgestreckten Austrittstellen (Falten). Keimporen können „frei an der Oberfläche“ d.h. in allen Schichten der Exine oder in Falten auftreten. Bei zusammengesetzten Aperturen von Pollenkörnern der Compositen unterscheidet Fischer zwischen echten und scheinbaren Keimporen (S. 48). Auch für die Pollenkörner der Umbelliferen stellt er ganz allgemein eine scheinbare Keimpore in jeder Falte fest (S. 42). Unter einer scheinbaren Keimpore versteht Fischer eine längliche querliegende Pore, deren Enden beiderseits über die Falte hinausragen. Fischers Angaben über die Aperturen entsprechen den Ergebnissen, die an azetolysierten Pollenkörner, nicht aber an frischem Pollenmaterial gewonnen werden können. Potonié (1934) unterscheidet noch eingehender die verschiedenen Typen einfacher und zusammengesetzter Aperturen (Germinalien). Er nennt die Bauelemente der Aperturen, die man auch an Compositenpollen beobachten kann, Meridionalrugae oder Längsfalten (S. 23) und Äquatorialrugae oder Quersfalten (S. 21). Die umfassenden Arbeiten über die Pollenkörner der Compositen von Wodehouse (1926–35) wurden an Pollen durchgeführt, die nicht mit scharfen Säuren oder Laugen behandelt waren. Da der Inhalt eines Pollenkorns die Einzelheiten der Aperturen verwischt und die Exine durch die Bildung einer Keimpapille teilweise deformiert wird, zeigen alle seine Aperturabbildungen nur runde Keimöffnungen („germinal apertures“) und nie den für fast alle Compositenpollen so typischen, seitlich verlängerten inneren Aperturanteil. Ein Vergleich der Aperturen frischer unbehandelter Pollenkörner und azetolysierter Pollenkörner zeigt – besonders was den inneren Teil der Apertur betrifft – die Vorzüge der Azetolyse (vgl. *Echinops banaticus*, Taf. VII). Erdtman (1943, S. 50) schlägt für eine longitudinale Einsenkung oder Öffnung in der Exine eines Pollenkorns den Begriff „Colpus“ vor und nennt „colpus transversalis“ eine elliptische oder seitlich verlängerte Öffnung in der „Intexine“ (= Nexine), die unter dem eigentlichen Colpus liegt und deren lange Achse die des Colpus im rechten Winkel schneidet. Diese zwei Begriffe werden von Iversen und Troels-Smith (1950, S. 32 f, Taf. 1) und Iversen und Fægri (1950, S. 22 f) aufgegriffen und durch Zeichnungen erklärt. Fægri und Iversen (1950) teilen einfache Aper-

turen nach dem Verhältnis der Länge zur Breite in zwei Grundtypen: sind sie mehr als zweimal so lang wie breit, heißen sie colpi; sind sie zweimal oder weniger als zweimal so lang wie breit, werden sie pori genannt. Während die Begriffe Colpus und Porus nun genau umrissen sind, herrschen für die Benennung der Bestandteile zusammengesetzter Aperturen immer noch verschiedene Auffassungen. Fægri und Iversen (1950) verstehen unter colpus transversalis zwei verschiedene Ausbildungen des inneren Aperturanteils, nämlich erstens eine Furche in der Endexine, welche einen Colpus annähernd rechtwinklig kreuzt, und zweitens eine interne Furche, die aus der seitlichen Verschmelzung mehrerer Furchen des ersten Typs entstanden ist und am Äquator des Pollenkorns entlangläuft. Während der erste Typ bei den Pollenkörnern der Compositen sehr häufig vorkommt, bildet die seitliche Verschmelzung der Furchen bei den Compositenpollen eine Ausnahme, die z.B. bei Pollenkörnern von *Centaurea cyanus* vorkommt. Erdtman (1952 a) unterscheidet bei zusammengesetzten Aperturen zwischen oberem und unterem Aperturanteil („superficial and underlying part“). Für den Oberflächenanteil wird die gleiche Einteilung angewendet wie für einfache Aperturen, für den darunterliegenden Teil wird der Begriff Os (os, oris = Mund) vorgeschlagen. Die Ora sind nach ihrer Form in runde, lolongate („lo“ von longus = lang) oder lalongate („la“ von latus = breit) Ora unterteilt. Der Ausdruck Colpus transversalis ist dem lalongaten Os bzw., wenn dessen Enden bei Pollenkörnern mit mehreren Ora in der Äquatorialebene seitlich verschmelzen, einem zonoraten Aperturanteil gleichzusetzen. Bei einigen Cynareen und Mutisieen kommt außer den Ora bzw. zonoraten Aperturen noch eine andere Nexinebildung vor, auf die ebenfalls der Ausdruck Colpus transversalis angewendet werden könnte. Wagenitz (1955) vermeidet daher in seiner Arbeit über die Pollenkörner von *Centaurea* den Ausdruck Colpus transversalis wegen der Gefahr einer Verwechslung mit dieser speziellen Nexinebildung. Er behält für den inneren Aperturanteil den Begriff Porus bei und schlägt für die betreffende Nexinebildung, einer äquatorialen Konkavität an der Innenseite der Exine der Mesocolpien, den Begriff „Ringfurche“ vor. Die Aufwölbungen, die die „Ringfurche“ manchmal an beiden Seiten begleiten, werden Costae genannt (Fægri und Iversen 1950, Iversen und Troels-Smith 1950). Auf eine Anwendung der vorgeschlagenen dazugehörigen Adjektive transversalis und aequatorialis wird verzichtet, da sie nicht den Verhältnissen der hier untersuchten Pollenkörner entsprechen.

Eine Umrandung des Os bzw. des Äquators wie sie lt. Definition für *costae transversales* bzw. *costae aequatoriales* verlangt wird, liegt bei den untersuchten Arten nicht vor. Auf die Ausbildung der „Ringfurche“ und ihrer *Costae* wird im Kapitel über das Sporoderm näher eingegangen.

Die Aperturen der Compositenpollen sind in der Regel zusammengesetzt. Das von Erdtman (1952 a) ausgearbeitete Schema zusammengesetzter Aperturen läßt sich gut auf sie anwenden.

Die Pollenkörner der Compositen sind in der Regel mit Colpi und Ora versehen. Der Colpus, der Compositenpollenkörner besteht nie aus einer in allen Schichten der Exine ausgebildeten Öffnung, vielmehr ist er ein Gebilde, das nur die äußere Schicht der Sexine (= Ectosexine) umfaßt. Alle anderen Schichten der Exine haben an der Bildung des Colpus in der Regel keinen Anteil. Die innere Schicht der Sexine (= Endosexine) und die äußere Schicht der Nexine (= Nexine 1) hören auf, bevor der Colpusrand erreicht wird. In der innern Schicht der Nexine (= Nexine 2) ist in der Regel kein Colpus ausgebildet. Die Nexine 2 bildet den Boden des Colpus oder die äußere Begrenzung der Colpusmembran. Eine Ausnahme bildet der Pollen von *Polyachyrus sphaerocephalus*. Hier wird der Colpus nicht nur von den eben genannten Exineschichten gebildet, sondern auch vom peripheren Teil der Nexine 2 der Colpusmembran. Im Aufbau der Colpusmembran ist nur die Nexine 2 beteiligt. Sexinöse Elemente auf der Colpusmembran kommen nur bei einigen Nassauvinae in Form kleiner Pila vor, die der Nexine 2 aufsitzen. Die Form der Colpi ist bootähnlich. Die Enden sind zugespitzt oder abgerundet. Die Colpi sind tenuimarginat, d.h. dünnrandig. Manchmal sind die ectosexinösen Bestandteile der Colpusränder in Äquatornähe einander genähert und etwas aufgewölbt (z.B. *Echinops*), manchmal bilden sie eine „Brücke“ über dem Colpus (z.B. *Arctotis*). Bei einigen reticulaten Pollenkörnern fehlen die Colpi, die Körner sind porat (z.B. *Pacourina edulis*).

Die Ora sind bei allen Compositenpollen ausschließlich Bildungen der Nexine 2. Sie liegen in der Mitte der Colpusmembran, erstrecken aber ihre meist zugespitzten und in äquatorialer Richtung verlängerten Enden bis in die Nexine 2 der anschließenden Mesocolpien (= lalongate Ora). Auch wenn die Ora ausnahmsweise nach den Polen zu verlängert sind, kann man die äquatorialen Zuspitzungen noch feststellen (z.B. *Calendula*). Lalongate Ora können so breit werden, daß ihre Enden seitlich zusammenstoßen. Die Pollenkörner werden

dann zonorat genannt. Die polaren Ränder der Ora sind in der Regel doppelt begrenzt. Die äußere Begrenzung ist meist größer als die innere. Die Ora sind tenuimarginat oder crassimarginat, d.h. ihre Ränder sind dünn bzw. verdickt. Die Ora der Pollenkörner vieler untersuchter Vernonieen sind unregelmäßig begrenzt. Die äquatorialen Zuspitzungen sind auch hier meistens ausgebildet.

Die Pollenkörner der Compositen haben in der Regel drei Aperturen. Ihre Lage kann nach Erdtman und Vishnu-Mittre (1957) durch entsprechende Vorsilben bezeichnet werden. Die zonale Anordnung der Aperturen, wie sie bei den Compositen vorliegt, wird durch die Vorsilbe *zono-* gekennzeichnet. Die Oberfläche der 3-colpaten Pollenkörner kann in drei Mesocolpien und zwei Apocolpien aufgeteilt werden. Treffen sich die Colpi an den Polen, so werden die Körner *syncolpat* genannt, die Apocolpien fehlen (z.B. einige *Nassauvinae*). Die Längsachsen der Colpi eines Kornes sind parallel, sie stehen senkrecht zur Äquatorebene. Die Länge der Colpi eines Kornes ist konstant und die Flächen der Mesocolpien sind einander gleich.

c) *Sporoderm*.

Strasburger (1882, S. 135) macht im Anschluß an seine Untersuchungen über die Entwicklung einiger Pollenkörner und Sporen einen Vorschlag zur Bezeichnung der verschiedenen Sporodermschichten und prägt die drei Begriffe *Perinium*, *Exinium* und *Intinium* sowohl für das Sporoderm der Pollenkörner als auch für das der Sporen. Als *Perine* wird die äußerste, außerhalb der Exine liegende Sporodermschicht bezeichnet, die auf die Wirksamkeit des Periplasmodiums zurückgeht. Eigene Untersuchungen an frühen Entwicklungsstadien der Pollenkörner von *Chrysanthemum carinatum* zeigen, daß die äußerste Schicht der Pollenkörner dieser Art nicht vom Periplasmodium, sondern vom protoplasmatischen Inhalt des Pollenkorns angelegt wird, noch bevor die jungen Pollenkörner die Tetrade verlassen (vgl. Biourge 1892, Poddubnaja 1927). Das Sporoderm der Pollenkörner der Compositen besteht also nur aus Exine und Intine, eine Perine liegt nicht vor. Strasburger (1882, S. 136) definiert auch diese Begriffe im Zusammenhang mit der Entwicklungsgeschichte des Sporoderms. Er nennt „*Exinium* die erste als ganzes zusammenhängende Haut der Sporen und Pollenkörner, *Intinium* die zweite innere Haut, die von der ersten getrennt ist“. Fischer (1890, S. 7) bemerkt dazu: „Diese Art der Bezeichnungen

würde zu den bedenklichsten Verwicklungen führen; denn nach Strasburger müßte man bei jeder Pflanzen-Spezies erst den gesamten Gang der Entwicklung kennen, um angeben zu können, was am fertigen Pollenkorn Exine, was Intine ist; eine Membran, der sich keine zweite hinzugesellt, wie es ja bei einigen Pflanzen vorkommt, müßte als Exine angesprochen werden, wiewohl sie in sämtlichen derartigen Fällen alle Merkmale einer Intine besitzt“. Fischer hält Exine und Intine für morphologische, nicht für entwicklungsgeschichtliche Begriffe. Er schließt sich daher der Strasburgerschen Definition nicht an, sondern sagt an gleicher Stelle: „Die Intine ist die innere dem Plasmakörper anliegende, die Exine eine dieser aufliegenden äußere Haut.“ Auch alle folgenden Begriffe (meist nach Erdtman 1952 a) entsprechen der Fischerschen Forderung und sind morphologischer Art.

Die Exine wird unterteilt in Sexine und Nexine, wobei als Sexine die äußere, skulptierte Schicht der Exine, als Nexine die innere, in der Regel nicht skulptierte Schicht der Exine bezeichnet wird. Die Sexine besteht oft aus zwei Schichten, einer äußeren, der Ectosexine und einer inneren, der Endosexine.

Zur Ectosexine gehört bei den meisten Pollenkörnern der Compositen eine dünne, mehr oder weniger homogene, manchmal aber auch granulare (z.B. *Calendula*) Schicht mit darauf befestigten, radialen pilumähnlichen Auswüchsen. Die homogene Schicht ist meistens weniger als $1\ \mu$ dick. Sie bildet zusammen mit den pilumähnlichen Auswüchsen das Tegillum. Die Dicke des Tegillum schwankt zwischen $1\ \mu$ (einige *Gazaniae*) und $10\ \mu$ (z.B. *Echinops banaticus*). Die radialen Elemente des Tegillums sind an ihren distalen Enden oft verdickt oder verschmelzen zu einer mehr oder weniger zusammenhängenden Schicht. Bei einigen Pollenkörnern ist eine derartige Aufteilung des Tegillums nicht festzustellen. Es besteht in solchen Fällen aus einer Reihe feiner tegillarer Bacula, die die Ectosexine im optischen Querschnitt radial gestreift erscheinen lassen (z.B. *Mutisia cochabambensis*). Bei einigen Pollenkörnern fehlt aber auch diese Andeutung einer Baculierung, und nur auf eine solche ectosexinöse homogene Schicht, die gewöhnlich deutlich durch eine baculate Zone (Endosexine) von der Nexine getrennt ist, läßt sich der von Erdtman (1952 a) geprägte Begriff Tegillum anwenden. In der vorliegenden Arbeit erfährt der Erdtmansche Begriff eine Erweiterung: Alle ectosexinösen Elemente mit Ausnahme der Stacheln bzw. deren Spitzen werden unter dem Namen Tegillum zusammengefaßt. Ein

Tegillum ist bei allen Pollenkörnern der Compositen in irgendeiner Form ausgebildet.

Bei den Pollenkörnern der meisten Triben ist das Tegillum am Aufbau der Stacheln wesentlich beteiligt. Es bildet in der Regel durch Vergrößerung und Verlängerung der peripheren tegillaren Elemente deren Basis (Heliantheae, Helenieae, Inuleae, Calenduleae, Astereae, Eupatorieae; einige Anthemideae, Cynareae, Mutisieae, Veronieae und Arctotideae). Die Spitzen der Stacheln sind entweder kompakt oder mit einem oder mehreren Hohlräumen versehen. Die Stacheln können aber auch, ohne das darunterliegende Tegillum zu beeinflussen, diesem aufsitzen (z.B. *Polyachyrus sphaerocephalus*). Sie sind in solchen Fällen meist bis $1\ \mu$, während sie sonst $4\text{--}5\ \mu$ hoch sind. Sie können bis zu $8\ \mu$ hoch (z.B. *Calendula*) oder zu kleinen Wärcchen rückgebildet sein (z.B. einige Cynareae, Mutisieae und Anthemideae). Bei den meisten Nassauvinae fehlen sie ganz. Die Strecke zwischen den Mittelpunkten der Basen zweier benachbarter Stacheln bilden deren Abstand. Der Abstand der Stacheln eines Kornes und der Pollenkörner einer Art bzw. Gattung ist mehr oder weniger konstant und von der eventuell variierenden Größe der Pollenkörner einer Art bzw. Gattung unabhängig.

Die Endosexine besteht aus einer Zone infrategillarer Bacula, deren Ausbildung und Größe für die Triben charakteristisch sein kann. Bei den meisten Gattungen der Anthemideae, einigen Cynareae, Mutisieae, Veronieae und Liabinae sind sie ca. $1,5\ \mu$ dick, bis zu $10\ \mu$ lang und im äußeren Drittel verzweigt. Ihr Querschnitt ist meistens kreisförmig, es kommen aber auch kommaförmige (z.B. einige *Liabum*-Arten) oder bandförmige (z.B. einige Nassauvinae) Querschnitte vor. Die Bacula einiger Veronieae und Liabinae sind unter den Stacheln besonders dick und lang. Die Bacula stützen oft das Tegillum; sie stehen dann meist senkrecht auf der Nexine, können sich aber auch ganz beträchtlich zu ihr neigen (z.B. *Cirsium palustre*). Sie sind manchmal zu kleinen mehr oder weniger runden Körperchen rückgebildet und verlieren dann meist den Zusammenhalt mit der Nexine (z.B. *Calendula officinalis*). Bei den Astereae, Eupatorieae, Helenieae, Heliantheae und einigen Arctotideae (z.B. *Gazania* und *Gorteria*) fehlen sie überhaupt. Manchmal sind sie unter den Stacheln ausgebildet, fehlen aber an den übrigen Stellen (z.B. *Arctotis*, einige Cichorieae, Veronieae und Liabinae).

Die Ausbildung der Sexine ist für die Pollenkörner der Triben oft charakteristisch. Manchmal sind jedoch die Unterschiede auch inner-

halb einer Tribus (z.B. Mutisieae) oder einer Gattung (z.B. *Vernonia*) so groß, daß man innerhalb einer solchen Sippe mehrere Formen der Sexineausbildung feststellen kann. Die Ectosexine bzw. Ecto- und Endosexine der Pollenkörner der meisten Triben liegt zur Nexine konzentrisch. Die Pollenkörner der Heliantheae, Helenieae und Eupatorieae zeigen unter den Stacheln eine typische Veränderung des Tegillums: kleine Kanäle, die radial von der inneren Grenze der Ectosexine bis zur Basis der Stachelspitze führen. Sie werden durch Aufwölbung der inneren Abschlußmembran des Tegillums gebildet. Ähnliche Kanälchen kommen auch bei den Pollenkörnern der Gattung *Arctotis* vor, die zu den lophaten Pollenkörnern überleiten.

Die Sexine lophater Pollenkörner besteht aus Leisten (cristae) und Einsenkungen (lacunae), die auf der Oberfläche des Pollenkorns ein netzförmiges Muster bilden. Der Begriff „lophat“ wurde von Wodehouse (1928b) geschaffen. Er definiert ihn an gleicher Stelle als eine Eigenschaft von Körnern mit „very prominent ridges involving the outer layer of the exine; these ridges anastomose, forming an elaborate pattern“, und wendet ihn für Pollenkörner der Gattung *Barnadesia*, der Cichorieae und vieler Vernonieae an. Er dehnt ihn später auch auf die Pollenkörner von *Berkheya heterophylla* aus (Wodehouse 1935). Im folgenden werden nur solche Pollenkörner lophat genannt, deren Tegillum am Boden der Lacunae nicht unterbrochen ist. Das Tegillum erstreckt sich außer an den Aperturen über die ganze Nexine des Pollenkorns. Die Sexine lophater Pollenkörner besteht aus kompakten Cristae, deren Hauptbestandteil die Ectosexine bildet. Sie sind oft von kleinen endosexinösen Bacula gestützt (z.B. *Taraxacum officinale*), liegen aber auch nicht selten der Nexine direkt an; die Endosexine fehlt dann (z.B. *Gazania*) oder ist nur unter den Stacheln ausgebildet (z.B. *Berkheya bergiana*). Cristae und Lacunae bilden oft sehr schöne regelmäßige Verzierungen auf der Nexine. Nach Wodehouse (1928b) können bei solchen Mustern die verschiedenen Lagen der Lacunae wie folgt unterschieden werden:

Musterbildung lophater Pollenkörner:

- Gorteria-Muster: 2×3 polare, 2×3 interaperturale, 6 äquatoriale und 3 aperturale Lacunae. Außer den aperturalen Lacunae, deren Begrenzung 12-kantig ist, sind alle Lacunae von 5 Kanten begrenzt.
- Berkheya-Muster: Die Anordnung der Lacunae entspricht dem Gorteria-Muster. Die polaren Lacunae sind 5-kantig, die interaperturalen und äquatorialen 6-kantig, die aperturalen 12-kantig.

Taraxacum-Muster: 2×1 „Polfeld“ (Pausinger-Frankenburg 1951), 2×3 paraperturale, 3 aperturale Lacunae. (Alle paraperturalen Lacunae sind 5-kantig, die aperturalen 6-kantig.)

Regelmäßige Musterbildung ist auch für die Form der Sexineausbildung fenestrater Pollenkörner kennzeichnend. Während aber die Sexine eines Pollenkorns vom lophaten Typ — abgesehen von den Aperturen — nicht unterbrochen ist, bildet die Unterbrechung des Tegillums am Boden der Lacunae das kennzeichnende Merkmal fenestrater Pollenkörner. Wodehouse hat auch auf diese Pollenkörner den Begriff lophat angewendet; er soll jedoch in diesem speziellen Fall durch den Begriff fenestrat ersetzt werden. Dieser wurde von Iversen und Troels-Smith (1950) u.a. für die Ligulifloren angewendet und als „tectum broken by a limited number of rather large openings, which are arranged in a symmetric pattern“ näher definiert. Da aber Untersuchungen an Schnitten durch Pollenkörner von *Taraxacum officinale* zeigen, daß hier die Ectosexine nicht unterbrochen ist, sondern bis auf die Aperturen auf der ganzen Oberfläche des Pollenkorns ausgebildet ist und nur an bestimmten, den Lacunae entsprechenden Stellen an Dicke verliert, kann der Begriff fenestrat nicht auf Liguliflorenpollen bezogen werden. Er wird nur auf Pollenkörner mit unterbrochenem Tegillum angewendet (z.B. *Vernonia arenaria*).

Musterbildung fenestrater Pollenkörner:

(Die eingeklammerten Zahlen geben die Anzahl der Kanten an.)

Argyrophylla-Muster: 2×3 interaperturale (5), 2×6 paraperturale (4), 3 äquatoriale (6) und 3 aperturale (12) Lacunae (z.B. *Vernonia argyrophylla*).

Desertorum-Muster: 2×3 interaperturale (4), 2×6 paraperturale (5) und 3 aperturale (16) Lacunae (z.B. *Vernonia desertorum*).

Arenaria-Muster: 2×3 abaperturale (7), 2×3 interaperturale (4), 2×6 paraperturale (5) und 3 aperturale (6) Lacunae (z.B. *Vernonia arenaria*).

Cognata-Muster: 2×1 polare (6), 2×3 interaperturale (5), 2×6 paraperturale (5) und 3 aperturale (14) Lacunae (z.B. *Vernonia cognata*).

Reticulate Pollenkörner sind unter den Compositen auf die Vernoniae beschränkt. Die Sexine, aus Muri und Lumina bestehend, bildet meist ein unregelmäßiges netzförmiges Muster auf der Ober-

fläche der Pollenkörner. Den Boden der Lumina bildet die Nexine. Die Muri bestehen aus endosexinösen Bacula, die mit einem mehr oder weniger homogenen Tegillum bedeckt sind.

Lophate, fenestrate und reticulate Pollenkörner sind sexinstratigraphisch durch Übergangsformen miteinander verbunden, durch die charakteristischen Anordnungen der Lacunae bzw. Lumina aber meistens deutlich auseinanderzuhalten. Die Sexine vieler Pollenkörner ist von der Nexine durch einen leeren oder mit fettähnlicher Substanz ausgefüllten Zwischenraum getrennt (z.B. *Centaurea glastifolia*). Sexine und Nexine sind dann nur an den Colpusrändern miteinander verbunden.

Die Nexine ist der innere, nicht skulptierte Teil der Exine. Sie besteht bei den Pollenkörnern der Compositen aus zwei Schichten, die nicht mit der Ecto- und Endonexine (Erdtman 1952a) identisch sind, sondern nur der Ectonexine entsprechen. Eine Endonexine, nach Erdtman (1952a, S. 461) „the inner, $\pm$ thin, more refractive zone of the nexine“, konnte bei den Compositenpollen nicht beobachtet werden.

Die ersten Beobachtungen der zwei ectosexinösen Schichten der Pollenkörner der Compositen machten Kuprianova (1956) u.a. bei *Echinops sphaerocephalus* und Fægri (1956a, b) u.a. bei *Centaurea cyanus*. Beide Forscher stellen eine strukturlose Schicht fest, die sich in Bezug auf ihre färberischen Eigenschaften wie die Sexine verhält, weswegen sie sowohl von Kuprianova als auch von Fægri als Teil der Sexine bezeichnet wird. Dieser Einteilungsvorschlag wurde nicht angenommen, da — wie schon erwähnt — Sexine und Nexine morphologische Begriffe sind und als Sexine nur die skulptierten Elemente der Exine bezeichnet werden. Afzelius (1956, S. 31, Fig. 8) stellt die zwei Nexineschichten an einer Elektronenmikrographie von *Carduus acanthoides* fest und deutet sie als Ecto- und Endonexine. Da in diesem Fall beide nexinöse Schichten gleiche Dicke haben, liegt eine solche Deutung nahe. Vergleicht man allerdings die Schichtdicke der zwei Nexinelager von *C. acanthoides* mit der anderer Compositenpollen, so muß man wegen der stark variierenden Dicke der inneren Nexine (= Nexine 2) von einer Bezeichnung als Endonexine Abstand nehmen, da nach Erdtman (1952a) die Endonexine eine sehr dünne, durch das Brechungsvermögen vom äußeren Teil der Nexine unterschiedene Schicht ist. Im folgenden soll die äußere Schicht der Nexine Nexine 1, die innere Schicht Nexine 2 genannt werden. Die zwei Nexineschichten sind am besten an geschnittenen

Pollenkörnern zu beobachten, die in bestimmter Art fixiert und gefärbt wurden. Sie unterscheiden sich offenbar in ihrer chemischen Zusammensetzung, was nicht nur aus der unterschiedlichen Anfärbbarkeit, sondern auch aus ihrer Fähigkeit, die Elektronen auf verschiedene Art zu streuen, hervorgeht (Afzelius 1956). Die morphologischen strukturellen Unterschiede sind geringfügig: der äußere Teil scheint kompakt, der innere etwas locker zu sein. Die Nexine 1 unterscheidet sich am leichtesten und eindeutig von der Nexine 2, wenn die Pollenkörner in Eisessig fixiert und die Pollenschnitte mit basischem Fuchsin in alkoholischer Lösung gefärbt werden. Die Nexine 1 bekommt dadurch eine intensiv rote Färbung, während sich die Nexine 2 nur schwach rosa oder nicht färbt. An azetolysierten oder mit 10 %iger Kalilauge behandelten Pollenkörnern können die zwei Schichten nicht so gut festgestellt werden, da sich nach der Azetolyse alle Schichten der Exine intensiv rot, nach der Behandlung mit Kalilauge schwach rosa färben. Man muß also annehmen, daß durch die Behandlung des Sporoderms mit starken Säuren chemische Veränderungen der Nexine 2 hervorgerufen werden, die ihren Ausdruck nicht nur im unterschiedlichen Brechungsindex lysierter und fixierter Pollenkörner finden, sondern auch die verschiedene Anfärbbarkeit der Nexine 2 azetolysierter und fixierter Pollenkörner bedingen. Nexine 1 und 2 konnten an Schnitten durch Pollenkörner von Vertretern aller Triben beobachtet werden. Dagegen scheint eine entsprechende Teilung der Nexine bei *Cephalaria alpina* (Dipsacaceae), *Eryngium heldreichii* (Umbelliferae) und *Acicarpha tribuloides* (Calyceraceae) nicht vorzuliegen. Die Nexine 1 ist in der Regel dünner als die Nexine 2. Die Nexine 1 hat meistens eine Dicke von weniger als $1\ \mu$, kann aber auch bis zu $2\ \mu$ dick sein (z.B. *Echinops banaticus*). Sie erstreckt sich in der Regel von der Mitte der Apo- und Mesocolpien bis fast an die Colpusränder. Die Abschlußlinie der Nexine 1 und die Colpusgrenze der Ectosexine sind meistens kongruent. Sie ist an ganzen azetolysierten Pollenkörnern nicht zu sehen, da die Nexine 1 als einzige aller Exineschichten bei der Betrachtung eines ganzen Pollenkorns in Aufsicht kein LO-Muster gibt und sich im optischen Schnitt nur sehr unbedeutend von der Nexine 2 unterscheidet. Die Grenze zwischen Nexine 1 und 2 entspricht am besten von allen Schichtgrenzen der Form eines Rotationsellipsoids. Die Nexine 2 eisessigfixierter Pollenkörner färbt sich mit basischem Fuchsin schwach rosa. Sie baut die Wände der Ora und die Colpusmembran auf. Auch die für viele Cynareen und Mutisieen so charakteristische



Abb. 2. Ringfurchen und Costae im Querschnitt.

„Ringfurche“ (Wagenitz 1955) ist ausschließlich eine Bildung der Nexine 2. Die Ringfurche und die sie oft begleitenden Costae (Fægri und Iversen 1950) können in verschiedenen Formen ausgebildet sein, die in ihrem Querschnitt gut zum Ausdruck kommt (Abb. 2).

Die Grenze zur Intine ist bei vielen Pollenkörnern mehr oder weniger zerfurcht. Auch an azetolysierten Pollenkörnern können diese kleinen Risse sowohl im optischen Schnitt als auch LO-analytisch betrachtet werden. Die Dicke der Nexine 2 schwankt in der Regel zwischen 1 und 3 μ . Am Boden der Ringfurche ist sie meistens sehr dünn, fehlt aber nie ganz. Auch die polaren Wandverdickungen der Ora werden von der Nexine 2 gebildet.

Die Intine besteht aus Substanz, die sich unter der Einwirkung der Azetolysemischung auflöst. Sie liegt der Nexine dicht an. Ihre Dicke nimmt unter den Aperturen beträchtlich zu (Strasburger 1882, 1889, Fischer 1890, Hyde 1955).

Bei frischen reifen Pollenkörnern vieler Arten kommen ölige Substanzen vor. Sie liegen in Aperturnähe zwischen dem Protoplasma und der Intine, zwischen den endo- und ectosexinösen Bacula und auf dem Tegillum zwischen den Stacheln (z.B. *Chrysanthemum leucanthemum*). Ist die Sexine von der Nexine im mesocolpalen Teil getrennt, wird auch der dadurch gebildete Raum von einer öligen Substanz ausgefüllt (z.B. *Centaurea glastifolia*, Taf. XX 5–6).

2. SPEZIELLER TEIL

Die Beschreibungen der Pollentypen basieren auf Beobachtungen und Messungen an ganzen azetolysierten Pollenkörnern. Wenn Schnitte angefertigt wurden (von azetolysiertem oder meistens fixiertem frischen Material), so wurden auch die Ergebnisse der Auswertung der Schnittpräparate in die Beschreibung einbezogen. Andererseits wurde z.B. die Nexine nicht als zweiteilige Schicht angegeben, wenn keine Schnitte vom betreffenden Pollentyp vorlagen. Dennoch kann man eine solche Aufteilung der Nexine für alle Compositen-

pollen annehmen, da sie sich an Hand von speziell fixiertem und gefärbtem Material immer als zweiteilig erwiesen hat. Wo also außer der Dicke nähere Angaben über die Nexine gemacht wurden, lagen in der Regel Schnitte von Pollen vor, die in Eisessig fixiert und mit Fuchsin gefärbt wurden. Von jedem Pollentyp wurden mehrere, mindestens aber ein Vertreter geschnitten. Die Arten, deren Pollenkörner geschnitten wurden, sind in der jeder Beschreibung folgenden Liste mit einem „S“ versehen.

Der Name der einzelnen Pollentypen wurde von einem Vertreter desselben Pollentyps gewählt. Sind die Pollenkörner der Gattungen eines Typs unter sich gleichartig, so wurde der Name der Gattung gewählt (z.B. *Gazania*-Pollentyp), kommen gleiche Pollenkörner bei mehreren Gattungen vor, so wurde der Pollentyp nach einer dieser Gattungen benannt. Oft wurde in solchen Fällen der Gattungsname gewählt, der auch der betreffenden Tribus seinen Namen gegeben hat (z.B. *Eupatorium*-Pollentyp). Kommen mehrere Pollentypen in einer Gattung vor, so wurde der Name einer Art gewählt (z.B. *Liatrum ovatum*-Pollentyp).

Nach der Bezeichnung des Pollentyps folgt die Beschreibung der Pollentypen. Sie beginnt mit einem Ausdruck, der die Lage und Art der Aperturen angibt, die Anzahl der Aperturen folgt in Klammern. Dann folgt die Form der Pollenkörner mit dem arithmetischen Mittel aus je 10 Abmessungen, die an azetolysierten, nicht chlorierten Körnern gemacht wurden. Die erste der beiden Messungen gibt die Länge in Richtung der Polachse, die zweite in Richtung des Äquators an. Die Differenz der beiden ersten Werte und die Differenz der beiden anderen Werte ist meist kleiner als die zweifache Exinedicke, weil die Nexine an den Polen oft dünner ist als in der Mitte der Mesocolpien, wo alle Exinemessungen vorgenommen wurden. Nach den Größmessungen folgt die Beschreibung der Apertur, die meistens aus Colpus und Os besteht. Die erste der beiden Aperturmessungen gibt die Länge in Richtung der Polachse an, die zweite Messung die Breite in Richtung des Äquators. Die Angaben über Apocolpium und Mesocolpien sind von der Polansicht der Pollenkörner gemacht. Bei der Messung der Anzahl der Stacheln in Äquatorebene wurde in der Regel die Irisblende des Mikroskops nahezu geschlossen und dann alle Stacheln gezählt, die man entweder ganz oder teilweise scharf sehen konnte. Der Begriff Äquatorebene wird hier also etwas weiter gefaßt. Die Messungen der Exine und ihrer Bestandteile beziehen sich — wie schon oben angedeutet — auf die Mitte der Mesocolpien.

Bei fenestraten, reticulaten und lophaten Pollenkörnern wurde die Höhe der Cristae bzw. der Muri in die Exinedicke einbezogen.

Die Pollentypen sind nach dem System von O. Hoffmann (1895) angeordnet, die Aufzählung der Arten folgt in alphabetischer Reihenfolge.

Pollentypen:

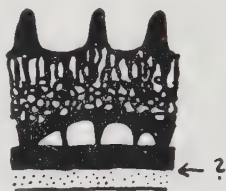


Abb. 3. *Vernonia*-Typ.

Vernonia-Typ: Pollenkörner zonoporat (3), oblat-sphäroid (ca. $65 \times 70 \mu$ mit, $45 \times 52 \mu$ ohne Sexine). Pori unregelmäßig aber scharf begrenzt, $\pm$ kreisförmig (Durchmesser ca. 7μ) bis lalongat ($7 \times 14 \mu$), Anzahl der Stacheln und Leisten im optischen Querschnitt der Mesoporien siehe Unterabteilung a–c.

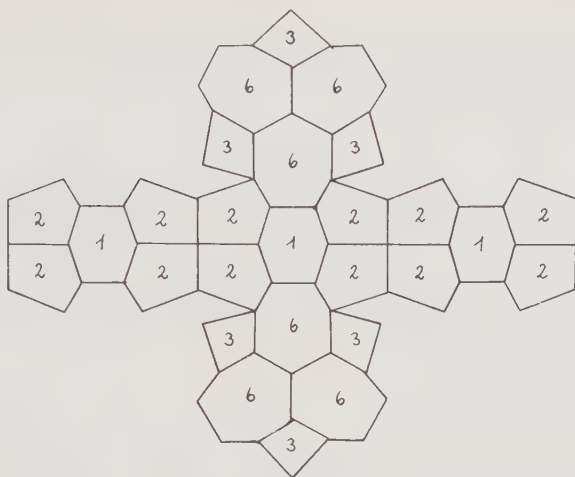
Exine ca. 12μ dick (mit Stacheln). Sexine fenestrat, Cristae und Lacunae bildend. Ectosexinöser und endosexinöser Anteil der Cristae ineinander übergehend, Cristae ca. 9μ hoch, ca. 4μ breit, außen tegillat, im mittleren Teil aufgespalten, baculoide Elemente bildend (diese oft wie die tegilloiden Elemente mit vielen runden Hohlräumen versehen, Durchmesser ca. $0,5 \mu$), baculoide Elemente im basalen Teil der Cristae oft wieder vereinigt, homogen; Cristae zwischen den Verzweigungsstellen derselben oft nicht oder nur durch sehr kleine baculoide Elemente (= infrategillare Bacula?) mit der Nexine verbunden. Stacheln ca. 3μ hoch, an der Basis ca. 1μ breit, solid, zugespitzt oder abgerundet, in einer Reihe auf den Cristae stehend, mittlerer Abstand ca. 3μ . Über Lacunae siehe Unterabteilung a–c. Nexine ca. 3μ dick.

a) *Arenaria*-Typ: Mesoporien in Äquatorebene mit ca. 30 Stacheln und ca. 9 Cristae (im optischen Schnitt) versehen. Lacunae regelmäßiges Muster bildend, 2×3 abaperturale Lacunae (7-kantig), 2×3 interaperturale Lacunae (4-kantig), 6×3 paraperturale Lacunae (5-kantig), 3 aperturale Lacunae (6-kantig).

Untersuchte Arten:

Vernonia arenaria MART. (Taf. X 4–6)

V. desertorum MART. (Musterbildung S. 61)

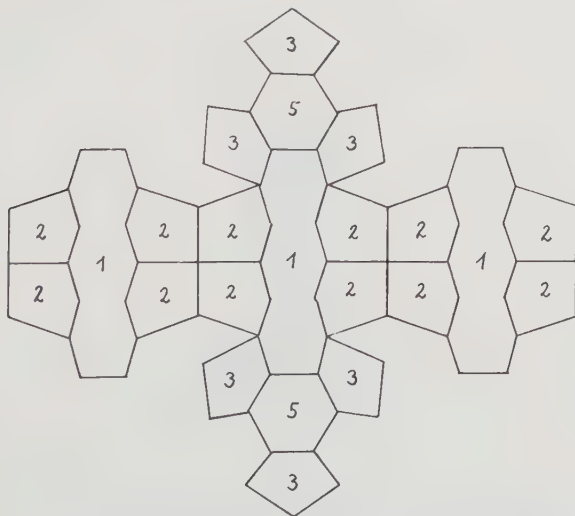
Abb. 4. Anordnungsschema der Lacunae des *Vernonia arenaria*-Typs. $\times 500$.

b) Cognata-Typ: Mesoporien in Äquatorebene mit ca. 30 Stacheln und ca. 9 Cristae (im optischen Schnitt) versehen. Lacunae regelmäßiges Muster bildend: 2×1 polare Lacunae (6-kantig), 2×3 interaperturale Lacunae (5-kantig), 6×3 paraperturale Lacunae (5-kantig), 3 aperturale Lacunae (14-kantig).

Untersuchte Arten:

Vernonia arbuscula LESS.

V. brachiata BENTH. (Taf. X 1–2)

Abb. 5. Anordnungsschema der Lacunae des *Vernonia cognata*-Typs. $\times 500$.

V. chamissonis LESS.

V. cognata LESS.

V. glazioviana BAKER

V. longifolia PERS.

c) Argyrophylla-Typ: Mesoporien in Äquatorebene mit ca. 30 Stacheln und ca. 12 Cristae (im optischen Schnitt) versehen. Lacunae regelmäßiges Muster bildend: 2×3 interaperturale Lacunae (5-kantig), 2×6 paraperturale Lacunae (4-kantig), 3 äquatoriale Lacunae (6-kantig), 3 aperturale Lacunae (12-kantig).

Untersuchte Arten:

Vernonia argentea GILL.

V. argyrophylla LESS.

V. asteriflora MART.

V. bardanoides LESS.

V. buddleiaefolia MART.

V. carduoides BAKER

V. grandiflora LESS.

V. mollissima D. DON.

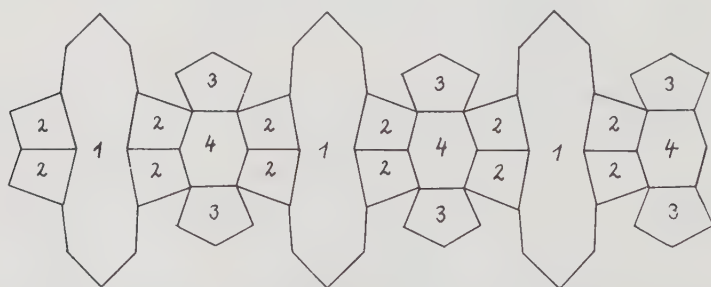


Abb. 6. Anordnungsschema der Lacunae des *Vernonia argyrophylla*-Typs. $\times 500$.



Abb. 7. *Lychnophora*-Typ.

Lychnophora-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $72 \times 74 \mu$ mit, $45 \times 45 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $30 \times 3-5 \mu$, te-

nuimarginat, Enden abgerundet, Längsränder nicht parallel, geschwungen. Ora lalongat (ca. $4 \times 12 \mu$), Enden meist zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 15μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 30 Stacheln versehen.

Exine ca. 12μ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum $1-2 \mu$ dick, punctat, zur Nexine nicht parallel. Stacheln ca. 4μ hoch, an der Basis ca. $1,5 \mu$ breit, solid, abgerundet, mittlerer Abstand ca. 8μ . Infrategillare Bacula ca. 4μ hoch bis 2μ breit, nur unter den Stacheln ausgebildet, des Tegillum aufwölbbend. Nexine ca. 2μ dick.

Untersuchte Arten:

Eremanthus glomerulatus LESS.

E. sphaerocephalus BAK.

Lychnophora brunioides MART.

L. ericoides MART.

L. staavioides MART.

S *Vanillosmopsis polycephala* SCH. BIP. (Taf. XI 3-4)

S *Vernonia angustifolia* MICHX.

V. arctioides LESS.

V. diffusa LESS.

V. incana LESS.

S *V. scorpioides* PERS. (Taf. II A)

V. sinclairi BENTH.

V. stuhlmannii O. HOFFM.

evtl. *Eremothamnus marlothianus* O. HOFFM.

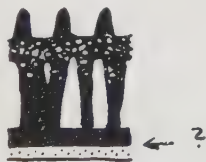


Abb. 8. *Elephantopus*-Typ.

Elephantopus-Typ: Pollenkörner zonoporat (3), oblat-sphäroid (ca. $40 \times 42 \mu$ mit, $24 \times 26 \mu$ ohne Sexine). Pori unregelmäßig begrenzt, $\pm$ kreisförmig (Durchmesser ca. 6μ) bis lalongat ($6 \times 12 \mu$). Mesoporien in Äquatorebene mit ca. 30 Stacheln und ca. 12 Muri (im optischen Schnitt) versehen.

Exine ca. 10μ dick (mit Stacheln). Sexine reticulat, Muri und Lumina bildend. Muri ca. 6μ hoch, bis 3μ breit. Tegillarer Teil der

Muri ca. $2\ \mu$ dick, homogen, manchmal mit Hohlräumen versehen oder baculat; infrategillare Bacula unter dem tegillaren Teil der Muri (ca. $4\ \mu$ hoch), manchmal seitlich zusammengeschmolzen. Stacheln ca. $2\ \mu$ hoch, an der Basis ca. $1\ \mu$ breit, solid, zugespitzt, in einer Reihe auf den Muri stehend, mittlerer Abstand ca. $3\ \mu$. Lumina (ca. 32) ohne sexinöse Elemente am Boden derselben (Durchmesser ca. $12\ \mu$), keine regelmäßige Verzierung auf der Oberfläche des Pollenkorns bildend. Nexine ca. $2\ \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Elephantopus angustifolius Sw.

E. mollis HBK.

E. tomentosus L.

Gutenbergia gossweileri S. MOORE

Pseudelephantopus spicatus (JUSS.) ROHR

Rolandra fruticosa (L.) KUNTZE

Sparganophorus vaillantii CRANTZ

Spiracantha cornifolia HBK.

S. denticulata ERNST.



Abb. 9. *Liabum andromachioides*-Typ.

Liabum andromachioides-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $44\text{--}74 \times 45\text{--}78\ \mu$ mit, $30\text{--}51 \times 27\text{--}44\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $28\text{--}48 \times 4\text{--}7\ \mu$, tenuimarginat, Enden $\pm$ abgerundet, Membran glatt. Ora unregelmäßig begrenzt, meistens $\pm$ kreisförmig (Durchmesser ca. $8\ \mu$), tenuimarginat. Durchmesser des Apocolpiums ca. $11\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 16 Stacheln versehen.

Exine ca. $12\ \mu$ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum bis $2\ \mu$ dick, punctat, zur Nexine nicht parallel. Stacheln ca. $4\ \mu$ hoch, an der Basis $1,5\ \mu$ breit, solid, abgerundet, mittlerer Abstand ca. $8\ \mu$. Infrategillare Bacula nur unter den Stacheln ausgebildet, drei bis fünf zusammenstehend, das Tegillum aufwölbbend (ca. $4\ \mu$ hoch, bis $1,5\ \mu$ breit). Nexine ca. $2\ \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Liabum andromachioides BENTH. u. HOOK. (Taf. XII 6–9)*L. angustissimum* GRAY*L. candidum* GRISEB.*L. cervinum* ROB.*L. discolor* BENTH. u. HOOK.*L. glabrum* HEMSL.*L. platylepis* SCH. BIP.*L. polyanthum* KLATT.*L. polymnioides* R. E. FRIES*L. rusbyi* BRITTON.Abb. 10. *Liabum umbellatum*-Typ.

Liabum umbellatum-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $34 \times 37 \mu$ mit, $24 \times 25 \mu$ ohne Sexine). Colpi $30 \times 6 \mu$, tenuimarginat, Enden $\pm$ abgerundet, Membran glatt. Ora $\pm$ kreisförmig (Durchmesser ca. 5μ), tenuimarginat. Durchmesser des Apocolpiums ca. 8μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 18 Stacheln versehen.

Exine ca. 5μ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 1μ dick, äußerst schwach radial gestreift, zur Nexine $\pm$ parallel. Stacheln ca. 2μ hoch, solid, zugespitzt, mittlerer Abstand 6μ . Infrategillare Bacula $1\text{--}2 \mu$ hoch, unter den Stacheln meistens 3–5 zusammenstehend, zwischen den Stacheln schmaler als unter den Stacheln. Nexine ca. 1μ dick.

Untersuchte Arten:

Liabum solidagineum LESS.*L. hastifolium* POEPP. u. ENDL. (Taf. XII 3–5)*L. umbellatum* (L.) SCH. BIP.Abb. 11. *Liabum ovatum*-Typ.

Liabum ovatum-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid ($51 \times 52 \mu$ mit, $31 \times 32 \mu$ ohne Sexine). Colpi $25 \times 6 \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran glatt. Ora lalongat ($5 \times 10 \mu$), tenui-

marginat, Enden abgerundet. Durchmesser des Apocolpiums ca. $16\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 18 Stacheln versehen.

Exine ca. $6\ \mu$ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln versehen. Tegillum ca. $1\ \mu$ dick, pilat. Stacheln $4\ \mu$ hoch, an der Basis $2\ \mu$ breit, solid, zugespitzt, mittlerer Abstand $5\ \mu$. Nexine ca. $1\ \mu$ dick.

Untersuchte Art:

Liabum ovatum (WEDD.) BALL.



Abb. 12. *Eupatorium*-Typ.

Eupatorium-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $22 \times 24\ \mu$ mit, $16 \times 17\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $13 \times 4\ \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran glatt. Ora lalongat, ca. $1,5 \times 8\ \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $8\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit 14 Stacheln versehen.

Exine 3–4,5 μ dick (mit Stacheln), Sexine von der Nexine getrennt, nur an den Colpusrändern verbunden. Sexine tegillat, mit Stacheln versehen. Tegillum ca. $1\ \mu$ dick, an der Basis der Stacheln bis $1,5\ \mu$ dick, unter den Stacheln hohl, sonst aus feinen Pila (Capita stellenweise zusammengeschmolzen) und einer sehr dünnen Stüttschicht bestehend. Stacheln ca. 1–2,5 μ , mittlerer Abstand $5\ \mu$, Spitzen sehr fein zugespitzt, solid oder mit einem kleinen Hohlraum versehen. Nexine ca. 0,5 μ dick, Nexine 1 etwa so dick wie Nexine 2.

Untersuchte Arten:

Brickellia pacayensis COULTER

Liatris acidota mucronata GRAY

L. gracilis PURSH

L. graminifolia (WALT.) WILLD.

S *L. spicata* WILLD.

S *Eupatorium cannabinum* L. (Taf. II B)

Kuhnia leptophylla SCHEELE (Taf. XIV 1–4)

Mikania amara WILLD.

M. sagittifera ROBINS.

Ageratum conyzoides L.

Adenostyles alliariae (GOUAN) KERN.

A. glabra (VILL.) DC.

Abb. 13. *Baccharis*-Typ.

Baccharis-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $23 \times 24 \mu$ mit, $17 \times 17 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $15 \times 4 \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran glatt. Ora lalongat, ca. $2 \times 10 \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 6μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit 15 Stacheln versehen.

Exine ca. $4,5 \mu$ dick (mit Stacheln), Sexine von der Nexine getrennt, nur an den Colpusrändern miteinander verbunden. Sexine tegillat, mit Stacheln versehen. Tegillum ca. 1μ dick, wo es die Basis der Stacheln bildet etwas dicker, aus feinen Pila (Capita stellenweise zusammengeschmolzen) und einer sehr dünnen Stützschrift bestehend. Stacheln $2,5 \times 2 \mu$, mittlerer Abstand $3,5 \mu$, Spitzen solid, meistens nicht sehr zugespitzt. Nexine ca. 1μ dick, innerer Teil mit Rissen versehen (OL-Muster).

Untersuchte Arten:

Baccharis heterophylla HBK.

Conyza podocephala DC.

Grangea hippioides Merxm.

Heterothalamus spartioides HOOK. u. ARN.

Nidorella resedifolia DC.

Solidago altissima L.

Abb. 14. *Inula*-Typ.

Inula-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $30 \times 31 \mu$ mit, $21 \times 24 \mu$ ohne Sexine). Colpi $19 \times 3 \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat ($2 \times 10 \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 9μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 12 Stacheln versehen.

Exine ca. 5μ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln versehen. Tegillum zwischen den Stacheln weniger als 1μ (baculat, äußerst schwach radial gestreift oder strukturlos), wo es die Basis der Stacheln bildet bis 3μ dick (unregelmäßig baculat, mit Hohlräumen versehen). Stacheln 3μ hoch, an der Basis ebenso

breit, stumpf; Spitzen $1\ \mu$ hoch, meistens zugespitzt und solid. Nexine ca. $1\ \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Buphthalmum salicifolium L.

Geigeria africana GRIESS.

G. hoffmanniana HIERN

G. rigida O. HOFFM.

Inula divaricata (CASS.) BOISS.

S *I. helenium* L. (Taf. I E)

I. hirta L.

Odontospermum aquaticum SCH. BIP.

O. graveolens SCH. BIP.

O. pygmaeum O. HOFFM.

Pegolettia senegalensis CASS.



Abb. 15. *Gnaphalium*-Typ.

Gnaphalium-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $24 \times 25\ \mu$ mit, $18 \times 19\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $16 \times 3\ \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (ca. $2 \times 9\ \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $10\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit 18–24 Stacheln versehen.

Exine ca. $4\ \mu$ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine von der Nexine meist durch einen schmalen Hohlraum getrennt. Sexine crassitegillat, mit Stacheln versehen. Tegillum ca. $2\ \mu$ dick, unter den Stacheln etwas dicker, meist ohne Struktur oder fein baculat. Stacheln weniger als $1\ \mu$ hoch, oft im basalen Teil baculat, Spitzen sehr scharf zugespitzt, solid. Nexine weniger als $1\ \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Amphidoxa demidium O. HOFFM.

Angianthus humifusus BENTH.

Elytropappus gladulosus LESS.

Filago germanica L. var. *eriocephala*

F. germanica L. var. *gussonei*

Gnaphalium pyramidale THOU.

Relhania sessiliflora THUNB.

Abb. 16. *Helianthus*-Typ.

Helianthus-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid ($40-65 \times 45-70 \mu$ mit, $32-57 \times 37-62 \mu$ ohne Sexine). Colpi lang und schmal, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (ca. $3-4 \times 8-12 \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums $12-26 \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit $15-24$ Stacheln versehen.

Exine ca. 10μ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln versehen. Tegillum ca. 2μ , wo es die Basis der Stacheln bildet bis 3μ dick, baculat, nach innen und außen mit einer dünnen homogenen Schicht abschließend (tegillare Bacula unter den Stacheln meistens dicker und etwas höher als zwischen den Stacheln), zwischen den Stacheln meistens pilat. Stacheln $4-5 \mu$ hoch, an der Basis 3μ breit, sehr stark zugespitzt, solid. Nexine ca. $1,5 \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Bidens tripartita L.

Flourensia campestris GRISEB.

S *Helenium autumnale* L.

H. lanatum SPRENG.

S *Helianthus annuus* L. (Taf. XIII 1)

H. debilis NUTT. (Taf. I A)

H. subrhomboideus RYDB.

Polymnia arborea HIERON. (Taf. XIII 2-3)

Rumfordia floribunda DC.

Schkuria pinnata (LAM.) KTZE.

Tagetes minuta L.

S *T. patula* L. (Taf. I B)

Zinnia elegans JACQ. (Taf. I C)

Anthemis-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $29 \times 30 \mu$ mit, $20 \times 17 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $18 \times 5 \mu$, tenuimarginat, Enden sehr scharf zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $4 \times 7 \mu$, innere $2 \times 7 \mu$), tenuimarginat, Enden

Abb. 17. *Anthemis*-Typ.

zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $10\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 12 Stacheln versehen.

Exine ca. $10\ \mu$ dick (mit Stacheln), an den Polen etwas dünner, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $1,5\ \mu$ dick, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $3,5\ \mu$ dick, aus feinen Pila (Capita meistens zusammengesmolzen) und einer dünnen Stüttschicht bestehend. Stacheln ca. $3,5\ \mu$, mittlerer Abstand ca. $6\ \mu$, Spitzen fein zugespitzt, mit einem kleinen Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula $3,5\ \mu$ hoch, an den Polen etwas niedriger, bis $2\ \mu$ breit, im äußeren Drittel verzweigt. Nexine 1 ca. $1,5\ \mu$ dick, Nexine 2 nur in Nähe der Aperturen ausgebildet.

Untersuchte Arten:

Achillea micrantha WILLD. (Taf. XIV 7–8)

Anthemis cotula L.

A. nobilis L.

A. tinctoria L.

S *Chrysanthemum coronarium* L.

C. leucanthemum L. (Taf. XVIII 7)

C. maximum RAMOND. (Taf. IV A)

Cotula goughensis RUD. BR.

Matricaria chamomilla L.

Abb. 18. *Artemisia*-Typ.

Artemisia-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $26 \times 25\ \mu$ mit, $20 \times 18\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $18 \times 6\ \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran glatt. Ora lalongat, $5 \times 8\ \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet. Durchmesser des Apocolpiums ca. $4\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 30 Stacheln versehen.

Exine ca. $4\ \mu$ dick (ohne Stacheln), an den Polen etwas dünner,

crassisexinös. Sexine tegillat, mit feinen Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum weniger als $1\ \mu$ dick, äußerst schwach radial gestreift bis strukturlos. Stacheln ca. $1\ \mu$ hoch, solid, mittlerer Abstand $3\ \mu$. Infrategillare Bacula ca. $3\ \mu$ hoch, bis $1\ \mu$ breit, an den Polen etwas niedriger und schmaler. Nexine 1 ca. $0,5\ \mu$ dick, Nexine 2 nur in der Nähe der Aperturen ausgebildet.

Untersuchte Arten:

Artemisia absinthium L. (Taf. VI B)

A. borealis PALL. (Taf. XIV 9–11)

A. campestris L.

A. herba-alba ASSO

A. laciniata WILLD.

A. maritima L.

A. rupestris L.

A. scoparia WALDST. u. KIT.

S *A. vulgaris* L.



Abb. 19. *Osmites*-Typ.

Osmites-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $33 \times 35\ \mu$ mit, $18 \times 20\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $18 \times 6\ \mu$, tenuimarginat, Enden sehr scharf zugespitzt, Membran glatt. Ora unregelmäßig einfach begrenzt, tenuimarginat, lalongat mit abgerundeten oder zugespitzten Enden (ca. $5 \times 10\ \mu$). Durchmesser des Apocolpiums ca. $10\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 12 Stacheln versehen.

Exine wie beim Anthemis-Typ.

Untersuchte Arten:

Osmites angustifolia DC.

O. anthemoides DC.

O. bellidiastrum THUNB.

O. hirsuta LESS. (Taf. XIV 5–6)

O. parviflora DC.

Osmitopsis asteriscoides (L.) CASS.

Abb. 20. *Ursinia*-Typ.

Ursinia-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $38 \times 36 \mu$ mit, $22 \times 22 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $16 \times 5 \mu$, tenuimarginat, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $6 \times 10 \mu$, innere $4 \times 10 \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums $16-18 \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit 12 Stacheln versehen.

Exine zweiteilig: Sexine von der Nexine durch einen Hohlraum getrennt, nur an den Colpusrändern zusammenhaltend. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 3μ , wo es die Basis der Stacheln bildet bis $4,5 \mu$ dick, aus feinen pilumähnlichen Stäbchen bestehend. Stacheln $7 \times 5 \mu$, sehr spitz zulaufend, mittlerer Abstand 8μ ; Spitzen mit einem Hohlraum (Durchmesser ca. 1μ) versehen. Reste infrategillarer Bacula (Durchmesser ca. 1μ) manchmal unter den Stacheln ausgebildet. Nexine 1 ca. $1,5 \mu$ dick; Nexine 2 nur in Aperturnähe ausgebildet, Colpusmembran bildend.

Untersuchte Arten:

Ursinia crithmoides (BERG.) POIR.

U. dentata (L.) POIR.

U. nana DC.

U. nudicaulis (THUNB.) N. E. BR.

U. paradoxa (L.) GAERTN.

S *U. pulchra* N. E. BR. (Taf. IV D)

U. speciosa DC.

Abb. 21. *Senecio*-Typ.

Senecio-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $32 \times 30 \mu$ mit, $24 \times 22 \mu$ ohne Sexine). Colpi $20 \times 4 \mu$, tenuimarginat,

Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung ca. $6 \times 8 \mu$, innere $2 \times 8 \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 12μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit 15–18 Stacheln versehen.

Exine 6μ dick (mit Stacheln). Sexine durch einen schmalen Hohlraum von der Nexine getrennt. Sexine tegillat, mit Stacheln und selten mit Resten infrategillarer Bacula versehen. Tegillum ca. 1μ , wo es die Basis der Stacheln bildet bis $1,5 \mu$ dick, baculat, außen und innen mit einer dünnen homogenen Schicht abschließend. Stacheln ca. 3μ hoch, mittlerer Abstand $4,5 \mu$, Spitzen nicht sehr scharf zugespitzt, mit einem kleinen Hohlraum versehen, sonst solid. Reste infrategillarer Bacula nur an Schnitten durch Pollen von *Ligularia japonica* festgestellt (Durchmesser ca. 1μ). Nexine ca. 1μ dick.

Untersuchte Arten:

S. Ligularia japonica (THUNB.) LESS. (Taf. XXI 2–3, Taf. III B)

Neurolaena lobata R. BR.

Schistocarpha bicolor LESS.

S. oppositifolia RYDB.

Senecio coronopifolius DESF.

S. jacuticus KARAVAJEV ined. n. sp. (Taf. XII 1–2)

S. viscosus L.

Werneria pygmaea GILL.



Abb. 22. Arnica-Typ.

Arnica-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $50 \times 52 \mu$ mit, $32 \times 34 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $30 \times 4 \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $4 \times 14 \mu$, innere $3 \times 14 \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 17μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 21 Stacheln versehen.

Exine wie beim *Helianthus*-Typ.

Untersuchte Arten:

Arnica cordifolia HOOK.

A. montana L.

Abb. 23. *Calendula*-Typ.

Calendula-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $42 \times 40 \mu$ mit, $20 \times 26 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $26 \times 2 \mu$, tenuimarginat, Membran glatt. Ora lolongat ($10 \times 5-9 \mu$), crassimarginat, polare Enden abgerundet, äquatoriale Zuspitzungen sehr klein. Durchmesser des Apocolpiums ca. 12μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 18 Stacheln versehen.

Exine ca. 8μ dick (mit Stacheln), Sexine von der Nexine besonders nach der Azetolyse deutlich getrennt, nur an den Colpusrändern verbunden. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 2μ dick, aus tegillaren Bacula und einer fein radial gestreiften Stüttschicht bestehend. Tegillare Bacula 1μ , wo sie die Basis der Stacheln bilden bis 3μ dick; Stüttschicht 1μ dick. Stacheln $4 \times 2 \mu$, mittlerer Abstand 6μ , Spitzen sehr zugespitzt, mit einem oder zwei Hohlräumen versehen. Infrategillare Bacula kleiner als $0,5 \mu$. Nexine 1μ dick; Nexine 1 äußerst dünn, in Aperturnähe etwas dicker.

Untersuchte Arten:

S *Calendula algeriensis* BOISS. u. REUT. (Taf. XX 1-4)

C. arvensis L.

C. fulgida RAFIN.

C. lusitanica BOISS.

S *C. officinalis* L. (Taf. VI B)

C. persica C. A. MEY.

Abb. 24. *Dimorphotheca*-Typ.

Dimorphotheca-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $36 \times 34 \mu$ mit, $26 \times 23 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $12 \times 3 \mu$, tenuimarginat, Membran glatt. Ora lalongat, $8-11 \mu$, tenuimarginat, Enden meistens abgerundet. Durchmesser des Apocolpiums 18μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 9 Stacheln versehen.

Exine ca. $6\ \mu$ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln versehen. Tegillum ca. $1\ \mu$, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $3\ \mu$ dick, aus feinen Bacula bestehend. Stacheln ca. $4\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand ca. $10\ \mu$, Spitzen mit einem Hohlraum versehen. Nexine ca. $1\ \mu$ dick, Nexine 1 dünner als Nexine 2, innerer Teil der Nexine 2 mit Rissen versehen (OL-Muster).

Untersuchte Arten:

Dimorphotheca chrysanthemifolia (VENT.) DC. (Taf. XIII 4–7)

D. cuneata (THUNB.) LESS.

D. pluvialis (L.) MACH.

S *D. sinuata* DC. (Taf. VI A)



Abb. 25. *Castalis*-Typ.

Castalis-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $35 \times 35\ \mu$ mit, $25 \times 26\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $14 \times 2\ \mu$, tenuimarginat, Membran glatt. Ora lalongat ($8 \times 14\ \mu$), Enden zugespitzt, nicht scharf begrenzt. Durchmesser des Apocolpiums $12\ \mu$. Mesocolprien in Äquatorebene mit ca. 12 Stacheln versehen.

Exine ca. $7\ \mu$ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $2\ \mu$ dick, aus feinen Pila und einer Stützschiicht bestehend. Stacheln ca. $3\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand ca. $8\ \mu$, Spitzen abgerundet, mit einem Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula kleiner als $0,5\ \mu$, Nexine $2\ \mu$ dick, innerer Teil mit Rissen versehen (OL-Muster).

Untersuchte Art:

Castalis nudicaulis (L.) T. NORL. s. str.



Abb. 26. *Osteospermum*-Typ.

Osteospermum-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $32 \times 33\ \mu$ mit, $20 \times 21\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $18 \times 2\ \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora kreisförmig (Durch-

messer $10\ \mu$), lolongat ($10 \times 6\ \mu$) oder lalongat ($10 \times 12\ \mu$, mit zugespitzten Enden), tenuimarginat. Durchmesser des Apocolpiums $13\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 12 Stacheln versehen.

Exine ca. $8\ \mu$ dick (mit Stacheln), Sexine von der Nexine nach der Azetolyse deutlich getrennt, nur an den Colpusrändern verbunden. Sexine tegillat, mit Stacheln und Resten infrategillarer Bacula versehen. Tegillum ca. $2\ \mu$, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $4\ \mu$ dick, aus Bacula und einer dünnen, unter den Stacheln etwas dickeren Stüttschicht bestehend. Stacheln $4\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand $12\ \mu$, Spitzen ca. $1\ \mu$ hoch, solid. Reste infrategillarer Bacula unter den Stacheln ausgebildet (Durchmesser ca. $0,5\ \mu$). Nexine ca. $2\ \mu$ dick, innerer Teil mit Rissen versehen (OL-Muster).

Untersuchte Arten:

Gibbaria ilicifolia (L.) T. NORL.

S *Osteospermum amplexens* (HARV.) T. NORL.

O. caulescens HARV.

O. microcarpum (HARV.) T. NORL. var. *septentrionale* T. NORL.

O. montanum KLATT.

O. muricatum E. MEY.

O. scariosum DC.

O. spinosum L.

O. vaillantii (DECNE) T. NORL.



Abb. 27. *Arctotis*-Typ.

Arctotis-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $30 \times 32\ \mu$ mit, $19 \times 21\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $18 \times 3\ \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $6 \times 10\ \mu$, innere $5 \times 10\ \mu$), tenuimarginat, Enden abgerundet. Über den Aperturen meridionalgerichtete solide „Brücken“. Durchmesser des Apocolpiums ca. $10\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 12 Stacheln versehen.

Exine ca. $7,5\ \mu$ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln und Resten infrategillarer Bacula versehen. Tegillum ca. $1,5\ \mu$ dick, aus zwei sehr dünnen Lagen tegillarer Pila und einer äußerst dünnen

Stützschiebt bestehend, stellenweise aufgewölbt und dann die zum Teil hohle Basis der Stacheln bildend. Stacheln $3\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand $8\ \mu$, Spitzen der Stacheln $1\ \mu$ hoch, solid. Reste infrategillarer Bacula manchmal unter den Stacheln ausgebildet, ohne Verbindung mit der Nexine. Nexine $1\ \mu$ dick, Nexine 1 dünner als Nexine 2.

Untersuchte Arten:

Arctotis campanulata DC.

A. fastuosa JACQ.

A. hirsuta (HARV.) LEWIN (Taf. XV 9–10)

A. leiocarpa HARV.

A. revoluta JACQ.

A. semipapposa (DC.) BEAUV.

S *A. stoechadifolia* BERG. (Taf. IV E)

Haplocarpha scaposa HARV. (Taf. XV 7–8)

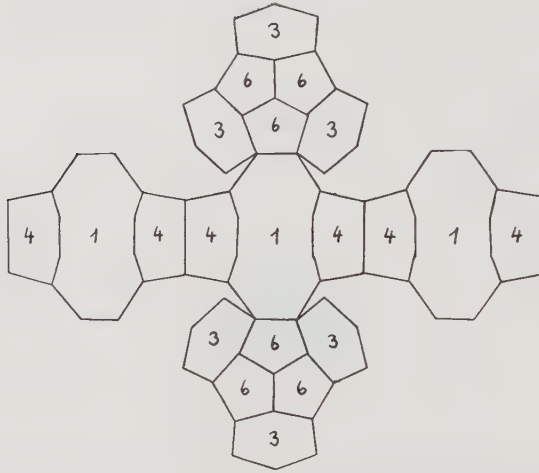


Abb. 28. *Berkheya*-Typ.

Berkheya-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $45 \times 47\ \mu$ mit, $24 \times 26\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $11 \times 2\ \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $3 \times 9\ \mu$, innere $5 \times 25\ \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Mesocolpien in Äquatorebene mit 9 zur Äquatorebene senkrecht stehenden Cristae versehen.

Exine $10\ \mu$ dick (mit Stacheln). Sexine lophat, mit Stacheln und Resten infrategillarer Bacula versehen. Tegillum ca. $2,5\ \mu$ dick, aus zwei Lagen tegillarer Pila und einer dünnen Stützschiebt bestehend, aufgefaltet, Cristae und Lacunae bildend. Cristae bis $5\ \mu$ hoch, an der Basis bis $4\ \mu$ breit. Lacunae ca. $10\ \mu$ im Durchmesser, regelmäßig angeordnet (2×3 polare, 5-kantig; 2×3 paraperturale, 6-kantig; 6 äquatoriale, 7-kantig; 3 aperturale, 12-kantig). Stacheln und infrategillare Bacula in der Regel nur an den Verzweigungsstellen der Cristae ausgebildet. Stacheln ca. $1\ \mu$ hoch, mit einem kleinen Hohlraum versehen, mittlerer Abstand $9\ \mu$. Infrategillare Bacula ca. $5\ \mu$ hoch, sehr dünn. Nexine ca. $1,5\ \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Berkheya armata (VAHL) DRUCE*B. barbata* (L.f.) HUTCH. em. ROESSLER*B. bergiana* SÖDERB. (Taf. XV 1–6)*B. canescens* DC.*B. setifera* DC.*Cullumia bisulca* (THUNB.) LESS.*Didelta carnosa* (L.f.) AIT.*Heterorhachis aculeata* (BURM.f.) ROESSLERAbb. 29. Anordnungsschema der Lacunae des *Berkheya*-Typs. $\times 500$.Abb. 30. *Gazania*-Typ.

Gazania-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $22 \times 23 \mu$ mit, $14 \times 15 \mu$ ohne Sexine). Colpi $5-7 \times 4-5 \mu$, Enden zugespitzt, Ränder nicht scharf begrenzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $5 \times 6 \mu$, innere $5 \times 8 \mu$), crassimarginat, Enden abgerundet. Mesocolpien in Äquatorebene mit 9 zur Äquatorebene senkrecht stehenden Cristae versehen.

Exine $6-10 \mu$ dick (mit Cristae). Sexine lophat. Tegillum ca. 1μ dick, aus dicht zusammenstehenden feinen tegillaren Pila und einer äußerst dünnen Stüttschicht bestehend, aufgefaltet, Cristae und

Lacunae bildend. Cristae $4-8\ \mu$ hoch, ca. $2,5\ \mu$ breit. Lacunae ca. $12\ \mu$ im Durchmesser, regelmäßig angeordnet (2×3 polare, 2×3 interaperturale, 6 äquatoriale, 3 aperturale Lacunae; letztere 12-kantig, durch zwei äquatoriale Cristae annähernd halbiert, alle übrigen Lacunae 5-kantig). Nexine ca. $1\ \mu$ dick, Nexine 1 dünner als Nexine 2.

Untersuchte Arten:

Gazania jurineifolia DC.

G. krebsiana LESS. ssp. *arctotoides* (LESS.) ROESSLER

G. lichtensteinii LESS.

G. linearis (THUNB.) DRUCE

G. pavonia (ANDR.) R. BR.

G. pinnata (THUNB.) LESS.

G. rigens (L.) GAERTN. var. *rigens*

G. rigens (L.) GAERTN. var. *uniflora* (L.f.) ROESSLER

G. schenkii O. HOFFM.

S *G. spec.* (Gartenhybride) (Taf. IV C)

G. pinnata und *G. jurineifolia* weichen in der Musterbildung ab: Extraperturale Lacunae unregelmäßig angeordnet (4-6-kantig).



Abb. 31. *Gorteria*-Typ.

Gorteria-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $50 \times 52\ \mu$ mit, $30 \times 32\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $10 \times 6\ \mu$, Enden zugespitzt, Ränder nicht scharf begrenzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $7 \times 10\ \mu$, innere $3 \times 10\ \mu$), crassimarginat, Enden zugespitzt. Mesocolpien in Äquatorebene mit 9 zur Äquatorebene senkrecht stehenden Cristae versehen.

Exine ca. $12\ \mu$ dick (mit Cristae). Sexine lophat. Tegillum ca. $1\ \mu$ dick, aus dicht zusammenstehenden feinen tegillaren Pila und einer äußerst dünnen Stüttschicht bestehend, aufgefaltet, Cristae und Lacunae bildend. Cristae ca. $10\ \mu$ hoch, ca. $4\ \mu$ breit. Lacunae $18\ \mu$ im Durchmesser, regelmäßig angeordnet (2×3 polare, 2×3 interaperturale, 6 äquatoriale, 3 aperturale Lacunae; letztere 12-kantig,

durch zwei äquatoriale Cristae annähernd halbiert, alle übrigen Lacunae 5-kantig). Nexine ca. $2\ \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Gorteria diffusa THUNB.

Hirpicium alienatum (THUNB.) DRUCE

Hirpicium angustifolium (O. HOFFM.) ROESSLER

H. armeroides (DC.) ROESSLER

H. bechuanense (S. MOORE) ROESSLER

H. diffusum (O. HOFFM.) ROESSLER

H. echinus LESS.

H. alienatum weicht in der Musterbildung ab: Extraperturale Lacunae unregelmäßig angeordnet (4–6-kantig).

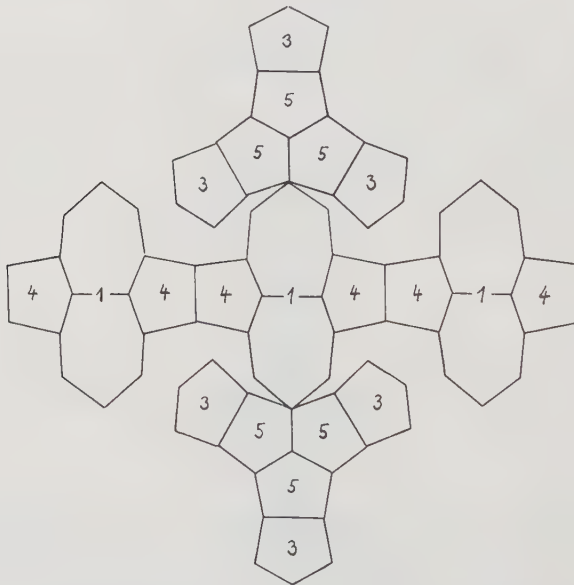


Abb. 32. Anordnungsschema der Lacunae des *Gorteria*-Typs. $\times 500$.



Abb. 33. *Carduus*-Typ.

Carduus-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $42 \times 45\ \mu$ mit, $32 \times 35\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $20 \times 2\ \mu$, tenuimargi-

nat, Enden sehr fein zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat ($4 \times 16 \mu$) tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 20μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 15 Stacheln versehen.

Exine ca. 8μ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und Resten infrategillarer Bacula versehen. Tegillum ca. 2μ , wo es die Basis der Stacheln bildet bis 3μ dick, aus feinen Pila (Capita stellenweise zusammengeschmolzen) und einer dünnen Stüttschicht bestehend. Stacheln ca. 3μ hoch, mittlerer Abstand 9μ ; Spitzen abgerundet, mit einem kleinen Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula ca. 1μ im Durchmesser, nur unter den Stacheln ausgebildet, deutlich Auswüchse der Nexine 1, mit dem Tegillum in der Regel nicht verbunden. Nexine 2μ dick, Nexine 1 etwas dünner als Nexine 2. Nexine 2 mehr oder weniger locker, innerer Teil mit Rissen versehen (OL-Muster).

Untersuchte Arten:

S Carduus acanthoides L.

C. crispus L.

C. kernerii SIMK.



Abb. 34. *Carlina*-Typ.

Carlina-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $40 \times 43 \mu$ mit, $33 \times 34 \mu$ ohne Sexine). Colpi $20 \times 2 \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat ($5 \times 15 \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt, Durchmesser des Apocolpiums ca. 17μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 15 Stacheln versehen.

Exine ca. $6,5 \mu$ dick (mit Stacheln), an den Polen etwas dünner. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 2μ dick, wo es die Basis der Stacheln bildet etwas dicker, aus zwei Lagen tegillarer Pila (Capita stellenweise zusammengeschmolzen) und einer dünnen Stüttschicht bestehend. Stacheln ca. 1μ hoch, mittlerer Abstand 6μ ; Spitzen abgerundet, mit einem Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula 2μ hoch, an den Polen etwas niedriger, bis 1μ breit. Nexine ca. $1,5 \mu$ dick, Nexine 1 etwas dünner als Nexine 2.

Untersuchte Art:

Carlina acaulis L. (Taf. XXI 5, Taf. V A)

Abb. 35. *Centaurea*-Typ.

Centaurea-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), subprolat ($45 \times 28 \mu$ mit, $38 \times 19 \mu$ ohne Sexine). Colpi $34 \times 2 \mu$, Enden zugespitzt, Membran glatt. 30 % der Ora zonorat; 70 % der Ora lalongat (äußere Begrenzung $10 \times 32 \mu$, innere $5 \times 32 \mu$), Enden lang und schmal, abgerundet, nicht genau in der Äquatorebene liegend. Durchmesser des Apocolpiums ca. 16μ . Mesocolpien in Äquatorebene abgerundet dreieckig, planaperturat.

Exine 5μ , max. $7,5 \mu$, an den Polen 3μ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Wärcchen und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $1,5 \mu$ dick, an den Polen etwas dünner, meistens äußerst fein radial gestreift. Wärcchen sehr klein, oft nur LO-analytisch feststellbar. Infrategillare Bacula $2,5 \mu$, an den Polen $1,5 \mu$ hoch, ca. 1μ breit. Nexine 1 weniger als $0,5 \mu$ dick, an den Polen dünner. Nexine 2 ca. $0,5 \mu$ max. $3,5 \mu$ dick. Ringfurche 3μ breit, Costae 3μ hoch.

Untersuchte Art:

S Centaurea cyanus L.

Abb. 36. *Cirsium*-Typ.

Cirsium-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $48 \times 50 \mu$ mit, $33 \times 36 \mu$ ohne Sexine). Colpi $25 \times 2 \mu$, Enden sehr fein zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat ($5 \times 20 \mu$), Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 22μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 16 Stacheln versehen.

Exine ca. 9μ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 2μ , wo es die Basis der Stacheln bildet bis 3μ dick, aus zwei Lagen tegillarer Pila (Capita stellenweise zusammengeschmolzen) und einer dünnen Stüttschicht bestehend. Stacheln 4μ hoch, mittlerer Abstand 8μ ; Spitzen abgerundet, mit einem Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula unter den Stacheln bis 3μ hoch, zur Nexine geneigt, zwischen

den Stacheln bis $1\ \mu$ hoch, senkrecht auf der Nexine stehend, weniger als $1\ \mu$ breit. Nexine ca. $2\ \mu$ dick, Nexine 1 dünner als Nexine 2.

Untersuchte Art:

S Cirsium palustre SCOP. (Taf. XXI 6, Taf. V B)

*Echinops-Typ*¹: Pollenkörner zonocolporat (3), subprolat ($67 \times 58\ \mu$ mit, $51 \times 42\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $35 \times 1\ \mu$, polwärts bis $4\ \mu$ breit, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $12 \times 20\ \mu$, innere $5 \times 20\ \mu$), Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $24\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 15 Stacheln versehen.

Exine $21\ \mu$, an den Polen $8\ \mu$ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum $9\ \mu$, an den Polen $3\ \mu$ dick, aus vielen kleinen übereinanderstehenden Bacula bestehend. Stacheln $1,5\ \mu$, mit einem oder mehreren Hohlräumen versehen, mittlerer Abstand ca. $15\ \mu$. Infrategillare Bacula $8\ \mu$, an den Polen $3\ \mu$ hoch, basal $3\ \mu$ breit, meistens verzweigt (bei *E. eryngiifolius* sind die Bacula an den Polen nur $2\ \mu$ hoch; sie verlieren dadurch den Zusammenhalt mit der Sexine). Nexine $4\ \mu$, max. bis $7\ \mu$, an den Polen $2\ \mu$ dick. Nexine 1 $2\ \mu$, an den Polen ca. $0,5\ \mu$ dick. Nexine 2 $2\ \mu$, max. bis $5\ \mu$, an den Polen ca. $1,5\ \mu$ dick. Ringfurche ca. $7\ \mu$ breit. Costae bis $3\ \mu$ hoch.

Untersuchte Arten:

S Echinops banaticus ROCHEL (Taf. XIX, VII–IX)

E. eryngiifolius O. HOFFM. (Taf. XVI 6–7)



Abb. 37. *Gundelia*-Typ.

Gundelia-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $37 \times 35\ \mu$ mit, $28 \times 26\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $22 \times 3\ \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $5 \times 11\ \mu$, innere $2 \times 11\ \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $7\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 15 Stacheln versehen.

Exine ca. $5,5\ \mu$ dick (mit Stacheln). Sexine tegillat, mit Stacheln

¹ Sporodermstratifikation siehe Taf. XXI.

und Resten infrategillarer Bacula versehen. Tegillum ca. $0,5\ \mu$, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $2,5\ \mu$ dick, aus unregelmäßig verteilten kurzen Bacula bestehend. Stacheln $4\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand $7\ \mu$, Spitzen der Stacheln $2\ \mu$ hoch, solid. Reste infrategillarer Bacula ca. $1\ \mu$ im Durchmesser, nur unter den Stacheln ausgebildet. Nexine ca. $1\ \mu$ dick.

Untersuchte Art:

Gundelia tournefortii L.

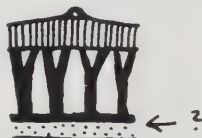


Abb. 38. *Jurinea*-Typ.

Jurinea-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $52 \times 50\ \mu$ mit, $38 \times 36\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $28 \times 2\ \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat ($10 \times 14\ \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $20\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit 18 Stacheln versehen.

Exine ca. $9\ \mu$ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $1,5\ \mu$, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $2\ \mu$ dick, fein baculat. Stacheln $1,5\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand $4\ \mu$, Spitzen abgerundet, mit einem Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula ca. $4\ \mu$ hoch, ca. $1\ \mu$ breit, im äußeren Drittel verzweigt. Nexine weniger als $2\ \mu$ dick.

Untersuchte Art:

Jurinea mollis REICHB.



Abb. 39. *Onoseris*-Typ.

Onoseris-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat (ca. $58 \times 43\ \mu$ mit, $47 \times 31\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $45 \times 4\ \mu$, tenuimarginat, Enden scharf begrenzt, abgerundet, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung ca. $10 \times 20\ \mu$, innere $4 \times 20\ \mu$), tenuimarginat. Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums $8-12\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 24 Stacheln versehen.

Exine ca. $7\ \mu$ dick, manchmal an den Polen dünner, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $2\ \mu$ dick, im optischen Querschnitt äußerst fein radial gestreift. Stacheln ca. $0,5\ \mu$, solid, mittlerer Abstand ca. $5\ \mu$. Infrategillare Bacula ca. $4\ \mu$ hoch, manchmal verzweigt, sehr dicht stehend. Nexine ca. $1\ \mu$ dick.

Untersuchte Arten:

Onoseris amplexicaulis FERR.

O. hyssopifolia HBK.

O. macbridei FERR.

O. odorata HOOK. u. ARN.

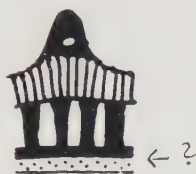


Abb. 40. *Saussurea*-Typ.

Saussurea-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $45 \times 48\ \mu$ mit, $38 \times 39\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $30 \times 4\ \mu$, tenuimarginat, Enden sehr fein zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $10 \times 12\ \mu$, innere $3 \times 12\ \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $22\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 22 Stacheln versehen.

Exine ca. $11\ \mu$, an den Polen $9\ \mu$ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $2\ \mu$, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $3,5\ \mu$ dick, fein baculat. Stacheln $4\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand $5\ \mu$, Spitzen mit einem Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula ca. $3\ \mu$ hoch, stellenweise bis zu $2\ \mu$ breit. Nexine ca. $2\ \mu$ dick.

Untersuchte Art:

Saussurea gossypiphora D. DON.

Serratula-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $50 \times 49\ \mu$ mit, $43 \times 42\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $25 \times 2\ \mu$, tenuimarginat, Enden sehr scharf zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $12 \times 20\ \mu$, innere $6 \times 20\ \mu$), Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $18\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit 22 Stacheln versehen.

Abb. 41. *Serratula*-Typ.

Exine ca. $9\ \mu$ dick (mit Stacheln), crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $1,5\ \mu$, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $3\ \mu$ dick, aus feinen Pila (Capita stellenweise zusammengeschmolzen) und einer dünnen Stüttschicht bestehend. Stacheln ca. $2,5\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand $6\ \mu$, Spitzen mit einem kleinen Hohlraum versehen. Infrategillare Bacula ca. $3\ \mu$ hoch, bis $1,5\ \mu$ breit, manchmal verzweigt. Nexine ca. $2\ \mu$ dick.

Untersuchte Art:

Serratula atriplicifolia (TREY.) ILJIN. (Taf. XVI 4–5)

Abb. 42. *Berardia*-Typ.

Berardia-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid ($60 \times 55\ \mu$ mit, $45 \times 38\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $20 \times 3\ \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (ca $5 \times 10\ \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $15\ \mu$. Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 15 Stacheln versehen.

Exine $8,5\ \mu$ dick, an den Polen etwas dünner, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum $1\ \mu$ dick, wo es die Basis der Stacheln bildet etwas dicker, baculat. Stacheln $3\ \mu$ hoch, an der Basis $3\ \mu$ breit, mittlerer Abstand ca. $7\ \mu$, Spitzen mit unregelmäßig verteilten Hohlräumen ausgefüllt. Infrategillare Bacula $2,5\ \mu$ hoch, an den Polen etwas niedriger, verzweigt. Nexine ca. $2\ \mu$ dick, an den Polen etwas dünner.

Untersuchte Art:

Berardia subacaulis VILL.

Dicoma-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $52 \times 43\ \mu$ mit, $36 \times 23\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $34 \times 1\ \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begren-

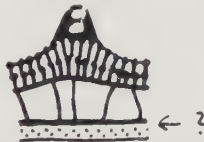
Abb. 43. *Dicoma*-Typ.

zung $5 \times 15 \mu$, innere $2 \times 15 \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 15μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 12 Stacheln versehen.

Exine 10μ , polwärts bis 8μ , an den Polen 10μ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 2μ , wo es die Basis der Stacheln bildet bis $2,5 \mu$ dick, fein baculat. Stacheln ca. 1μ hoch, an der Basis 4μ breit, mittlerer Abstand ca. 8μ . Infrategillare Bacula 5μ hoch, sehr dicht zusammenstehend. Nexine ca. 2μ dick.

Untersuchte Art:

Dicoma capensis LESS.

Abb. 44. *Erythrocephalum*-Typ.

Erythrocephalum-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), oblat-sphäroid (ca. $61 \times 57 \mu$ mit, $43 \times 42 \mu$ ohne Sexine). Colpi $38 \times 1 \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $15 \times 18 \mu$, innere $14 \times 18 \mu$), tenuimarginat, Enden äußerst schwach begrenzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. 20μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit 12 Stacheln versehen.

Exine ca. 9μ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 2μ , wo es die Basis der Stacheln bildet bis 4μ dick, aus zwei Lagen tegillarer Pila aufgebaut. Stacheln ca. 3μ hoch, an der Basis ebenso breit, mittlerer Abstand ca. 4μ , Spitzen mit mehreren unregelmäßig verteilten Hohlräumen versehen. Infrategillare Bacula bis 3μ hoch, äußerst fein (LO-analytisch gut feststellbar), mittlerer Abstand ca. 3μ . Nexine ca. $1,5 \mu$ dick.

Untersuchte Art:

Erythrocephalum bicolor MERXM.

Abb. 45. *Mutisia*-Typ.

Mutisia-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), subprolat (ca. $74 \times 59 \mu$ mit, ca. $63 \times 48 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $55 \times 2 \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung ca. $10 \times 22 \mu$, innere $3 \times 22 \mu$), polare Ränder verdickt, Enden zugespitzt, Durchmesser des Apocolpiums ca. 12μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 24 Stacheln versehen.

Exine ca. 11μ , an den Polen ca. 6μ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit kleinen Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. 3μ dick, radial gestreift. Stacheln $0,5 \mu$ hoch, solid, mittlerer Abstand 5μ . Infrategillare Bacula ca. $4,5 \mu$ hoch, manchmal verzweigt. Nexine ca. 3μ dick, Nexine 1 dünner als Nexine 2.

Untersuchte Arten:

Mutisia bipontina MANDON

M. campanulata LESS.

S *M. cochabambiensis* Hieron. (Taf. XVII 1–3)

M. hookeri MEYEN

S *M. philippii* R. FRIES

M. subspinosa CAV.

S *M. viciaefolia* CAV. (Taf. XVII 4–5, Taf. II C)

Abb. 46. *Platycarpha*-Typ.

Platycarpha-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat-sphäroid (ca. $45\text{--}42 \mu$ mit, $32 \times 27 \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $28 \times 2 \mu$, tenuimarginat, Enden zugespitzt, Membran glatt. Ora lalongat (äußere Begrenzung $6 \times 9 \mu$, innere $3 \times 9 \mu$), tenuimarginat, Enden abgerundet. Durchmesser des Apocolpiums ca. 8μ . Mesocolpien in Äquatorebene mit ca. 20 Stacheln versehen.

Exine ca. $8\ \mu$ dick (ohne Stacheln), an den Polen etwas dünner, crassisexinös. Sexine tegillat, mit feinen Stacheln und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $2,5\ \mu$, wo es die Basis der Stacheln bildet bis $3\ \mu$ dick, aus feinen Bacula bestehend. Stacheln ca. $1\ \mu$ hoch, mittlerer Abstand $6\ \mu$. Infrategillare Bacula ca. $3\ \mu$ hoch, polwärts etwas niedriger. Nexine ca. $3\ \mu$ dick, Ringfurche schwach ausgebildet, Costae nicht vorhanden.

Untersuchte Arten:

Platycarpha carlinoides OLIVER u. HIERN

P. parviflora S. MOORE

P. spec.



Abb. 47. *Ameghino*-Typ.

Ameghino-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat (ca. $40 \times 29\ \mu$ mit, $38 \times 19\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $30 \times 2\ \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran granulat. Ora lalongat (äußere Begrenzung $5 \times 8\ \mu$, innere $3 \times 8\ \mu$), tenuimarginat, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums $10\ \mu$.

Exine ca. $5\ \mu$, polwärts bis $4\ \mu$, an den Polen bis $5\ \mu$ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit Wärzchen und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $1\ \mu$ dick, deutlich fein baculat, nach außen und innen mit einer dünnen Membran abschließend. Wärzchen sehr klein, nur LO-analytisch feststellbar. Infrategillare Bacula $2,5\ \mu$, an den Polen bis $1,5\ \mu$ hoch, and der Basis ca. $0,5\ \mu$ breit, verzweigt, oft zwei oder drei seitlich zusammengeschmolzen. Nexine ca. $1,5\ \mu$ an den Polen weniger als $1\ \mu$ dick. Nexine 1 etwas dünner als Nexine 2. Ringfurche ausgebildet, ca. $4\ \mu$ breit, von schwachen Costae begleitet.

Untersuchte Art:

S Ameghino patagonica PEG. (Taf. XVIII 5–8)



Abb. 48. *Oxyphyllum*-Typ.

Oxyphyllum-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), subprolat ($41 \times 31\ \mu$ mit, $32 \times 25\ \mu$ ohne Sexine). Colpi ca. $24 \times 1\ \mu$, tenuimarginat,

Enden abgerundet, Membran glatt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $4\ \mu$.

Exine $4\ \mu$, polwärts etwas dünner, an den Polen $6\ \mu$ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit kleinen Wärrchen und infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $1-1,5\ \mu$ dick, polwärts etwas dünner, an den Polen aufgewölbt, baculat, Stützschiicht nicht parallel zur Nexine, sondern $\pm$ gewellt. Wärrchen kleiner als $0,5\ \mu$, nur LO-analytisch feststellbar. Infrategillare Bacula $1-1,5\ \mu$ hoch, an den Polen fehlend, oft zu mehreren seitlich zusammengeschmolzen. Nexine ca. $1\ \mu$ dick. Ringfurche schwach ausgebildet (ca. $3\ \mu$ breit).

Untersuchte Art:

Oxyphyllum ulicinum PHIL. (Taf. XVIII 1-4)



Abb. 49. *Trixis*-Typ.

Trixis-Typ: Pollenkörner zonocolporat (3), prolat ($56 \times 40\ \mu$ mit, $48 \times 30\ \mu$ ohne Sexine). Colpi $48 \times 3\ \mu$, tenuimarginat, Enden abgerundet, Membran granulat. Ora lalongat (äußere Begrenzung $5 \times 11\ \mu$, innere $3 \times 11\ \mu$), polare Ränder verdickt, Enden zugespitzt. Durchmesser des Apocolpiums ca. $10\ \mu$.

Exine $6\ \mu$, polwärts dünner, an den Polen bis $5\ \mu$ dick, crassisexinös. Sexine tegillat, mit infrategillaren Bacula versehen. Tegillum ca. $1,5\ \mu$, an den Polen doppelt so dick, deutlich fein baculat, nach außen und innen mit einer sehr dünnen homogenen Schicht abschließend. Infrategillare Bacula $3,5\ \mu$, an den Polen $1\ \mu$ hoch, an der Basis weniger als $1\ \mu$ breit, in der Mitte der Mesocolpien verzweigt, sonst einfach. Nexine $1\ \mu$ dick. Ringfurche schwach ausgebildet (ca. $4\ \mu$ breit), von schwachen Costae begleitet.

Untersuchte Art:

Trixis hoffmannii DUSÉN.

C. Pollenmorphologie und Systematik

Bei den 225 untersuchten Arten konnten 45 gut voneinander unterschiedene Pollentypen festgestellt werden. Zu ihrer Abgrenzung dienten nicht so sehr die Aperturen, die bei den Compositenpollen nach einem ziemlich einheitlich entwickelten Plan ausgebildet sind, auch

nicht Form und Grösse der Pollenkörner, die schon innerhalb einer Art sehr stark variieren können, als vielmehr die Exinestratifikation, die als konstantestes Pollenmerkmal betrachtet werden muß.

Im speziellen Teil des Kapitels über die Pollenmorphologie der Compositen wurde für jeden Pollentyp angegeben, bei welchen Arten er auftritt. Dabei kann festgestellt werden, daß ein Pollentyp verschiedene Sippen charakterisiert. Er umfaßt meistens mehrere Subtriben, wie z.B. der *Inula*-Pollentyp, kann aber auch nur für eine Subtribus oder seltener für eine Gattung charakteristisch sein. Innerhalb einer Gattung kommen bei den Compositen nur ausnahmsweise verschiedene Pollenwandstrukturen vor, die eine Aufgliederung dieser Gattung in mehrere Pollentypen rechtfertigt (z.B. *Liabum*, *Vernonia*, *Centaurea*). Wegen der so verschiedenen Bedeutung der Pollenmorphologie für die Systematik der Compositen kann in der vorliegenden Arbeit kein ausgearbeitetes System der Familie erwartet werden, wohl aber Hinweise dafür, welche Sippen als unnatürlich betrachtet werden müssen und welche verwandtschaftlichen Beziehungen in einem neuen System ihren Ausdruck finden sollten.

Besonders schön umgrenzt sind die Cichorieenpollen, die durch ihre lophate Sexine und die Sexinemuster von jedem anderen Compositenpollen leicht zu unterscheiden sind (Pausinger-Frankenburg 1951). Auch die Arctotideenpollen (ohne *Ursinia* und Gunde-lineae) sind durch die Aufwölbungen der Sexine und die dadurch entstandene Musterbildung sehr gut charakterisiert und in jedem Fall leicht von den Cynareen- und Mutisieenpollen zu unterscheiden, bei denen die Exineschichten immer $\pm$ konzentrisch liegen. Die Pollentypen der Inuleen (ohne *Osmites*-Typ) lassen sich gut von denen der Mutisieen unterscheiden, da bei ersteren die infrategillaren Bacula fehlen, bei den Mutisieen aber immer deutlich ausgeprägt sind und auch bei den Cynareen wenigstens als Reste vorhanden sind. Die Anthemideen sind die einzige Tribus, deren Pollen stellenweise die Nexine 2 fehlt, die infrategillaren Bacula sind meistens sehr gut ausgebildet. Sie lassen sich daher sowohl von den Pollenkörnern der Calenduleen als auch von denen der Astereen gut unterscheiden, deren Pollen beide Nexineschichten besitzen und die auch durch weitgehendes Fehlen der infrategillaren Bacula ausgezeichnet sind. Die Nexine 2 fehlt ebenfalls bei der Gattung *Ursinia*, die deshalb zu den Anthemideen gestellt wird, mit denen sie auch habituelle Ähnlichkeit hat. Eindeutige Anthemideenpollen haben die Gattungen *Osmites* und *Osmitopsis*, die schon seit Hoffmann (1895) den Inuleen

angegliedert werden, dort allerdings sehr unglücklich stehen. Die zwei Gattungen der künstlichen Subtribus Gundelinae der Arctotideen können nach der Exinestratifikation der Pollenkörner je einer anderen Tribus zugeordnet werden. *Platycarpha* gehört mit grosser Sicherheit zu den Mutisieen, *Gundelia* wahrscheinlich zu den Cynareen. Auch für die Vertreter der Subtribus Liabinae wird eine Umstellung der Gattungen vorgeschlagen. *Liabum*, das Cabrera (1941) durch Übergänge mit den Helenieen verbindet, umfaßt pollenmorphologisch verschiedene Typen, die zu den Vernonieen hinweisen. *Gongrothamnus* ist mit großer Sicherheit keine Senecioneae sondern eine Vernoniee (Steetz 1864, Brown 1909, Merxmüller 1954). Sowohl *Gongrothamnus* als auch einige *Liabum*-Arten haben die für die Vernonieenpollen so typischen langen soliden Stacheln. Auch *Eremothamnus* zeigt im Pollen auffallende Ähnlichkeit mit dem der Vernonieen; die Sexine ist hier eigenartig gewölbt und die infrategillaren Bacula vollständig rückgebildet. Der Artemisiapollen hat als besondere Anpassung zur Windbestäubung bis zu kleinen Wärrchen reduzierte Stacheln, zeigt aber sonst das typische Anthemideenmerkmal nämlich das Fehlen der Nexine 2 in der Mitte der Mesocolpien. Eine Trennung von Inulinae und Bupthalthalinae, Heliantheae und Helenieae, Anthemidinae und Chrysantheminae kann auf pollenmorphologischer Basis nicht durchgeführt werden, Merxmüller (1956) hält eine Trennung auf Grund makroskopischer Eigenschaften ebenfalls für unnatürlich.

Zusammenfassung

- A. Ergebnisse der Untersuchung der Brechungsindices einiger Pollenkörner:
 1. Der Brechungsindex wurde an Pollenkörnern von je einem Vertreter der 13 Triben (Hoffmann 1895) der Compositen gemessen. Er variiert von $n_D = 1,582$ bis $n_D = 1,532$.
 2. Als Einschlußmittel für die mikroskopische Untersuchung des Pollens wurden solche vorgeschlagen, deren Brechungsindex um 0,2 höher ist als der des Objekts (z.B. Methylenjodid, $n_D = 1,754$).
- B. Ergebnisse der pollenmorphologischen Untersuchungen:
 1. Ein eingehendes Schnittstudium an ca. 70 Arten führte zur Homologisierung der einzelnen Exineschichten.
 2. Die Nexine ist in der Regel zweischichtig.

3. Nach Schnitten durch Pollenkörner von *Echinops banaticus* konnte deren Apertur rekonstruiert werden.
 4. Die Aperturen der Compositenpollen sind zonocolporat. Der Colpusrand wird von der Ectosexine, der Colpusboden von der Nexine 2 gebildet. Die Osbegrenzung besteht distal aus Nexine 1, proximal aus Nexine 2.
 5. Innerhalb der Compositen, von denen etwa 225 Arten untersucht wurden, lassen sich 45 gut voneinander getrennte Pollentypen feststellen.
 6. Für die Abgrenzung der Pollentypen ist die Exinestratifikation ein wertvolleres Merkmal als die Aperturen, Form und Größe der Pollenkörner.
- C. Ergebnisse der Auswertung der Pollenmorphologie für die Systematik:
1. Ein Pollentyp kann verschieden große Sippen charakterisieren: eine Tribus, eine oder mehrere Subtriben, eine oder mehrere Gattungen; innerhalb einer Gattung kommen nur selten verschiedene Pollentypen vor.
 2. Folgende Sippen können nach ihren Pollenkörnern eindeutig unterschieden werden:
 Anthemideae — Calenduleae — Astereae,
 Arctotideae — Mutisieae und Cynareae,
 Mutisieae — Inuleae — Cichorieae,
 Inulinae und Bupthalthminae — übrige Subtriben der Inuleae.
 3. Einige Gattungen gehören mit großer Sicherheit zu anderen Triben:
Osmites und *Osmitopsis* zu den Anthemideae,
Platycarpha zu den Mutisieae,
Gundelia zu den Cynareae,
Ursinia zu den Anthemideae,
Gongrothamnus zu den Vernonieae.

LITERATUR

- AFZELIUS, B. M. 1956. Electron-microscope investigations into exine stratification. — Grana Palynologica, I: 2, S. 22–37.
- BEAUVERD, G. 1915. Contribution à l'étude des Composées. — Bull. Soc. Bot. Genève, 2/VII, S. 22.
- BIOURGE, P. 1892. Recherches morphologiques et chimiques sur les grains de pollen. — La Cellule, VIII, S. 47–76.

- BRORSON-CHRISTENSEN, B. 1954. New mounting media for pollen grains. — Danm. Geol. Unders. II R. 80, S. 7–11.
- BROWN, N. E. 1909. List of plants collected in Ngamiland and the northern part of the Kalahari desert. — Kew Bull., S. 89–146.
- CABRERA, A. L. 1941. Compuestas bonaerenses. — Extracto de la Revista del Museo de La Plata (N. serie) IV, Secc. Bot.
- CARLQUIST, S. 1957a. The Genus *Fitchia*. — Univ. of Calif. Publ. in Bot. 29, 1, S. 1–144.
- CARLQUIST, S. 1957b. Anatomy of Guayana Mutisieae. — Mem. of the New York Bot. Garden. 9, 3, S. 441–475.
- ERDTMAN, G. 1934. Über die Verwendung von Essigsäureanhydrid bei Pollenuntersuchungen. — Svensk bot. Tidskr. 28, H. 2, S. 354–358.
- ERDTMAN, G. 1936. Neue pollenanalytische Untersuchungsmethoden. — Ber. geobot. Forsch. Inst. Rübel 1935, S. 38–46.
- ERDTMAN, G. 1943. An Introduction to Pollen Analysis. — Waltham, Mass.
- ERDTMAN, G. 1946. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. VI. On Pollen and Spore Formulae. — Svensk bot. Tidskr. 40, H. 1, S. 70–76.
- ERDTMAN, G. 1952a. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms. — Stockholm.
- ERDTMAN, G. 1952b. On exine micro-anatomy in some nyctaginaceous and proteaceous plants. — Svensk bot. Tidskr. 46, H. 2, S. 174–176.
- ERDTMAN, G. 1956. “LO-Analysis” and “Welcker’s Rule”, a Centenary. — Svensk bot. Tidskr. 50, H. 1, S. 135–141.
- ERDTMAN, G. 1957. Pollen and Spore Morphology / Plant Taxonomy. Gymnosperms, Pteridophyta, Bryophyta. — Stockholm.
- ERDTMAN, G. und VISHNU-MITRE 1957. On terminology in pollen and spore morphology. — Grana Palynologica, I: 3, S. 6–9.
- FÆGRI, K. 1956a. Bot. Congress, Paris 1954 C. R. Sect. 3–6, S. 230.
- FÆGRI, K. 1956b. Recent trends in palynology. — Bot. Review, 22, 9, S. 639–664.
- FÆGRI, K. und IVERSEN, J. 1950. Text-book of modern pollen-analysis. — Copenhagen.
- FISCHER, H. 1890. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pollenkörner. — Breslau.
- FREYTAG, K. 1958. Doppelbrechende Stäbchen im Ölüberzug der Pollenkörner. — Grana Palynologica, I: 3, S. 10–14.
- FRITZSCHE, J. 1832. Beiträge zur Kenntnis des Pollen, 1. — Berlin, Stettin, Elbing.
- FRITZSCHE, J. 1836. Über den Pollen. — Mém. Sav. Etrang. Acad. Sci. Pétersb. 3.
- HOFFMANN, O. 1895. Compositae, in Engler, A. und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV. Teil, 3 B-5. Leipzig.
- HYDE, H. A. 1955. Oncus, a new term in pollen morphology. — New Phytologist, 54, 2, S. 255–256.
- IKUSE, M. 1953. On the indices of refraction of pollen grains. — Journ. Jap. Bot. 28, 6, S. 186–189.
- IVERSEN, J. und TROELS-SMITH, J. 1950. Pollenmorfologiske definitioner og typer. — Danm. Geol. Unders. IV R. 3, 8, S. 1–54.

- JELLEY, E. E. 1934. Ein Mikrorefraktometer und seine Anwendung in der chemischen Mikroskopie. — J. Roy. Microscop. Soc. 3, 54.
- KOLBE, R. W. 1927. Über Einschlussmittel für Diatomeen. — Ztsch. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikroskop. Technik. 44, S. 196–211.
- KUPRIANOWA, L. A. 1956. Till frågan om strukturer av pollenkornens membran. — Bot. Journ. 41, S. 1212–1216. (Schwed. Übersetzung a. d. Russischen.)
- LEWIN, K. 1922. Systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Arctotideae-Arctotidinae. — Fedde Rep. Beih. 11, S. 1–75.
- MERXMÜLLER, H. 1954. Compositenstudien IV: Die Compositen-Gattungen Südwestafrikas. — Mitt. Bot. Staatss. München, I, S. 357–443.
- MERXMÜLLER, H. 1956. Bericht über das Jahr 1955. — Fortsch. d. Bot. 18, S. 118.
- MICHEL, K. 1950. Die Grundlagen der Theorie des Mikroskops. — Stuttgart.
- NORLINDH, T. 1943. Studies in the Calenduleae. I. Monograph of the genera *Dimorphotheca*, *Castalis*, *Osteospermum*, *Gibbaria*, and *Chrysanthemoides*. — Lund.
- PAUSINGER-FRANKENBURG, F. 1951. Vom Blütenstaub der Wegwarten. (Die Pollengestaltung der Cichorieae.) — Carinthia II, 13, S. 3–47.
- PODDUBNAJA, W. A. 1927. Spermatogenesis bei einigen Compositen. — Planta 4, S. 284–298.
- POTONTÉ, R. 1934. Zur Mikrobotanik der Kohlen und ihrer Verwandten. I. Zur Morphologie der fossilen Pollen und Sporen. — Arb. Inst. Paläobot. 4, S. 5–24.
- ROMEIS, B. 1948. Mikroskopische Technik. — München.
- SELLING, O. H. 1944. Studies in the Recent and Fossil Species of *Schizaea*, with particular Reference to their Spore Characters. — Acta Hort. Gothoburg. 16, S. 1–113.
- SJÖSTRAND, F. S. 1953a. A new microtome for ultrathin sectioning for high resolution electron microscopy. — Experientia 9, 3, S. 114–117.
- SJÖSTRAND, F. S. 1953b. The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope. — J. Cell. Comp. Physiol. 42, S. 15–44.
- STEETZ, A. 1864. In Peters, Reise nach Mossambique, Bot. 2, S. 336–347.
- STRAKA, H. 1952. Zur Feinmorphologie des Pollens von *Salix* und von *Artemisia*. — Svensk bot. Tidskr. 46, H. 2, S. 204–227.
- STRASBURGER, E. 1882. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. — Jena.
- STRASBURGER, E. 1889. Die pflanzlichen Zellhäute. — Pringsh. Jb. wiss. Bot. 31, S. 511–598.
- WAGENITZ, G. 1955. Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s. l. — Flora 142, S. 213–279.
- WELCKER, H. 1855. Bemerkungen zur Mikrographie. — Ztsch. f. rat. Medicin. Neue Folge 6, S. 172–187.
- WODEHOUSE, R. P. 1926a. Morphology of pollen grains in relation to plant classification. — Journ. N.Y. bot. Garden 27, S. 145–154.
- WODEHOUSE, R. P. 1926b. Pollen grain morphology in the classification of the Anthemideae. — Bull. Torrey bot. Cl. 53, S. 479–485.

- WODEHOUSE, R. P. 1928a. Pollen grains in the identification and classification of plants. I. The Ambrosiaceae. — Bull. Torrey bot. Cl. 55, 4, S. 141–180.
- WODEHOUSE, R. P. 1928b. The phylogenetic value of pollen-grain characters. — Ann. Bot., Lond. 42, 168, S. 891–934.
- WODEHOUSE, R. P. 1928c. Pollen grains in the identification and classification of plants. II. *Barnadesia*. — Bull. Torrey bot. Cl. 55, S. 449–462.
- WODEHOUSE, R. P. 1929a. Pollen grains in the identification and classification of plants. III. Nassauvinae. — Bull. Torrey bot. Cl. 56, 3, S. 65–122.
- WODEHOUSE, R. P. 1929b. Pollen grains in the identification and classification of plants. IV. The Mutisieae. — Amer. J. Bot. 16, S. 297–313.
- WODEHOUSE, R. P. 1929c. The origin of symmetry patterns of pollen grains. — Bull. Torrey bot. Cl. 56, S. 285–338.
- WODEHOUSE, R. P. 1930. Pollen grains in the identification and classification of plants. V. *Haplopappus* and other Asteraceae: the origin of the furrow configurations. — Bull. Torrey bot. Cl. 57, S. 21–46.
- WODEHOUSE, R. P. 1931. The origin of the six-furrowed configuration of *Dahlia* pollen grains. — Bull. Torrey bot. Cl. 57, S. 371–380.
- WODEHOUSE, R. P. 1935. Pollen grains. Their structure, identification and significance in science and medicine. — New York and London.

Tafelerklärungen

Taf. I–VI. Schnitte durch Pollenkörner (Fixiermittel Eisessig, Färbemittel basisches Fuchsin in alkoholischer Lösung; Zeichnungen nach einem bestimmten Schnitt). $\times 2000$.

Taf. I. A. *Helianthus debilis* Nutt. — B. *Tagetes patula* L. — C. *Zinnia elegans* Jacq. — D. *Aster incisus* Fisch. — E. *Inula helenium* L.

Taf. II. A. *Vernonia scorpioides* Pers. — B. *Eupatorium cannabinum* L. — C. *Mutisia viciaefolia* Cav.

Taf. III. A. *Taraxacum officinale* Weber. — B. *Ligularia japonica* (Thunbg.) Less.

Taf. IV. A. *Chrysanthemum maximum* Ramond. — B. *Artemisia absinthium* L. — C. *Gazania splendens* (Gartenhybride). — D. *Ursinia pulchra* N. E. Br. — E. *Arctotis stoechadifolia* Berg.

Taf. V. A. *Carlina acaulis* L. — B. *Cirsium palustre* Scop.

Taf. VI. A. *Dimorphotheca sinuata* DC. — B. *Calendula officinalis* L.

Taf. VII. Laterale Ansicht eines formalinfixierten (a) und eines azetolysierten (b) Pollenkorns von *Echinops banaticus* Rochel, links Oberfläche, rechts optischer Längsschnitt. Lage der optischen Schnitte (c). — a, $b \times 1000$, c $\times 500$.

Taf. VIII. Optischer Längsschnitt eines formalinfixierten (a) und eines azetolysierten (b) Pollenkorns von *Echinops banaticus* Rochel, Lage der optischen Schnitte (c). — a, $b \times 1000$, c $\times 500$.

Taf. IX. Aperturanalyse von *Echinops banaticus* Rochel. A. Schnittlagen der Querschnitte a–d von Abb. C. — B. Schnittlagen der Längsschnitte a–d von Abb. D. — C. a–d Querschnitte. — D. a–d Längsschnitte. — $\times 1000$.

Taf. X. Vernonieae. — 1, 2 *Vernonia brachiata* Benth.: Pollenkorn in Oberflächenansicht (1) und im optischen Schnitt (2). — 3 *Pacourina edulis* Aubl.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht. — 4–6 *Vernonia arenaria* Mart.: Eine interaperturale (Mitte), zwei abaperturale (oben), zwei paraperturale (unten) Lacunae und die sie umgebenden Cristae eines Pollenkorns bei drei verschiedenen Einstellungen des Mikroskops. $\times 1000$.

Taf. XI. Vernonieae. — 1, 2 *Albertinia brasiliensis* Spreng.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (1) und im optischen medianen Querschnitt (2). — 3, 4 *Vanillosmopsis polycephala* Sch. Bip.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (3) und im

optischen medianen Querschnitt (4). — 5, 6 *Vernonia crotoloides* Sch. Bip.: Pollenkorn in Oberflächenansicht, stellenweise das OL-Muster des Tegillums zeigend. $\times 1000$.

Taf. XII. Senecioneae. — 1, 2 *Senecio jacuticus* Karavajev n.sp. ined.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (1) und im optischen medianen Querschnitt (2). — 3–5 *Liabum hastifolium* Poepp. u. Endl.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht bei zwei verschiedenen Einstellungen des Mikroskops (3, 4) und im optischen medianen Querschnitt (5). — 6–9 *Liabum andromachioides* Benth. u. Hook.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (6) und im optischen medianen Querschnitt (7), ein anderes Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit einem Mesocolpium (8) und im optischen medianen Längsschnitt (9). $\times 1000$.

Taf. XIII. 1–3 Heliantheae, 4–7 Calenduleae, 8, 9 Cichorieae. — 1 *Helianthus annuus* L.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht. — 2, 3 *Polymnia arborea* Hieron.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (2) und in optischen medianen Querschnitt (3). — 4–7 *Dimorphotheca chrysanthemifolia* DC.: Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit einer Apertur (4), anderes Pollenkorn in Oberflächenansicht mit einem Colpusende (5), anderes Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (6) und im optischen medianen Querschnitt (7). — 8, 9 *Lactuca sativa* L.: Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit Apertur (8) und im optischen medianen Längsschnitt (9). $\times 1000$.

Taf. XIV. 1–4 Eupatorieae, 5, 6 Inuleae, 7–11 Anthemideae. — 1–4 *Kuhnia leptophylla* Scheele: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (1) und im optischen medianen Querschnitt (2), anderes Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit Apertur (3) und im optischen medianen Längsschnitt (4). — 5, 6 *Osmites hirsuta* Less.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (5) und im optischen medianen Querschnitt (6). — 7, 8 *Achillea micrantha* Willd.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (7) und im optischen medianen Querschnitt (8). — 9–11 *Artemisia borealis* Pall.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (9) und im optischen medianen Querschnitt (11), anderes Pollenkorn im optischen medianen Längsschnitt (10). $\times 1000$.

Taf. XV. Arctotideae. — 1–6 *Berkheya bergiana* Söderb.: Pollenkorn in lateraler Ansicht mit Apertur (1) und im optischen, annähernd medianen Längsschnitt (2), anderes Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (3) und im optischen medianen Querschnitt (4), zwei Pollenkörner in lateraler Ansicht mit regelmäßigen (5) und unregelmäßigen (6) paraperturalen Lacunae und den sie umgebenden Cristae. — 7, 8 *Haplocarpha scaposa* Harv.: Pollenkorn in Oberflächenansicht (7) und im optischen Schnitt (8). — 9, 10 *Arctotis hirsuta* (Harv.) Lewin: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (9) und im optischen medianen Querschnitt (10). $\times 1000$.

Taf. XVI. Cynareae. — 1–3 *Centaurea solstitialis* L.: Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit einem Mesocolpium (1), im optischen tangentialen Längsschnitt durch dasselbe Mesocolpium mit Ringfurche und zwei Osenden (2) und im optischen medianen Längsschnitt (3). — 4, 5 *Serratula atriplicifolia* (Trey.) Iljin.: Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit Apertur bei einer hohen, den mittleren Teil des Colpus zeigenden (4) und bei etwas tieferer, das Os zeigenden (5) Einstellung des Mikroskops. — 6, 7 *Echinops eryngiifolius* O. Hoffm.: Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit Colpus (6) und im optischen, annähernd medianen Längsschnitt (7). $\times 1000$.

Taf. XVII. Mutisieae. — 1–3 *Mutisia cochabambiensis* Hieron.: Pollenkorn in lateraler Oberflächenansicht mit Apertur, bei einer hohen Einstellung des Mikroskops mit Colpus (1) und bei etwas tieferer Einstellung mit dem dazugehörigen Os (2), anderes Pollenkorn im optischen medianen Längsschnitt durch die Apocolpia, ein Mesocolpium und eine Apertur (3). — 4, 5 *Mutisia viciaefolia* Cav.: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht mit einem Apocolpium in der Mitte und einem Teil der drei anschließenden Mesocolpien (4) und im optischen medianen Querschnitt (5). $\times 1000$.

Taf. XVIII. Mutisieae. — 1–4 *Oxyphyllum ulicinum* Phil.: Pollenkorn in lateraler Ansicht bei vier verschiedenen Einstellungen des Mikroskops. Oberflächenansicht mit einem Colpus (1) und dem dazugehörigen Os (2), optischer medianer Längsschnitt mit den apocolpialen Verdickungen der Sexine (3), optischer tangentialer Längsschnitt mit den zwei Aperturen, die der Apertur des ersten Bildes gegenüberliegen (4). — 5–8 *Ameghinia patagonica* Speg.: Pollenkorn in lateraler Ansicht bei vier verschiedenen Einstellungen des Mikroskops. Oberflächenansicht mit einem Colpus und dem dazugehörigen Os, Colpusmembran mit kleinen Granula (5), optischer, annähernd medianer Längsschnitt mit tegillaren und infrategillaren Bacula (6), optischer tangentialer Längsschnitt mit den zwei Aperturen, die der Apertur des fünften Bildes gegenüberliegen (7), Ober-

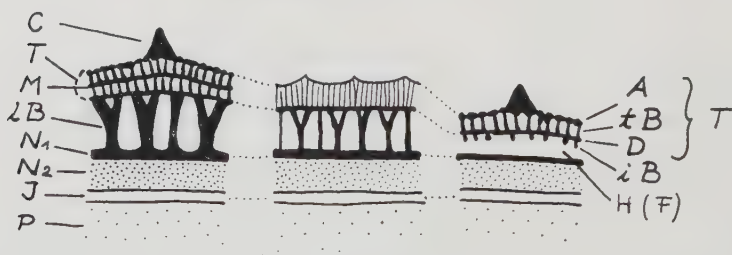
fläche eines Mesocolpiums in der Mitte das LO-Muster der infrategillaren Bacula und an der Peripherie — besonders polwärts — das LO-Muster der tegillaren Bacula zeigend (8). — 9, 10 *Trixis brasiliensis* DC.: Hexacolpates (!) Pollenkorn in Oberflächenansicht mit einem Colpus (9) und im optischen medianen Schnitt (10). — 11, 12 *Triptilion benaventii* Remy: Pollenkorn in polarer Oberflächenansicht (11) und im optischen medianen Querschnitt (12). $\times 1000$.

Taf. XIX. Schnitte durch ein Pollenkorn von *Echinops banaticus* Rochel in zwei verschiedenen Einbettungsmitteln mit und ohne Phasenkontrast. — 1. Einbettungsmittel Glycerin-Wasser-Mischung ($n_D = 1,38$), ohne Phasenkontrast. — 2. Einbettungsmittel Methylenjodid ($n_D = 1,75$), ohne Phasenkontrast. — 3. Einbettungsmittel Glycerin-Wasser-Mischung mit Phasenkontrast. — 4. Einbettungsmittel Methylenjodid mit Phasenkontrast. — (Fixiermittel Eisessig, schwache Fuchsinfärbung.) $\times 1000$.

Taf. XX. Schnitte durch osmiumfixierte Pollenkörner. — 1. UV-Mikrographie, Cd-Lichtbogen (2748 Å), negativer Phasenkontrast. — 2-7. Mikrophotographie, Niedervoltlampe (ca. 5500 Å), ohne Phasenkontrast. — 1-4 *Calendula algeriensis* Boiss. u. Reut. — 5, 6 *Centaurea glastifolia* L. — 7 *Chrysanthemum leucanthemum* L. — 1. $\times 2300$. — 2-7. $\times 1000$.

Taf. XXI. Schnitte durch Pollenkörner. 1-6 Fixierte Pollenkörner (Fixiermittel Eisessig, Farbstoff basisches Fuchsin in alkoholischer Lösung). 7. Azetolysiertes Pollenkorn. — 1 *Cephalaria alpina* Schrad. — 2, 3 *Ligularia japonica* (Thunbg.) Less. — 4 *Taraxacum officinale* Weber. — 5 *Carlina acaulis* L. — 6 *Cirsium palustre* Scop. — 7 *Polyachyrus sphaerocephalus* D. Don. $\times 1000$.

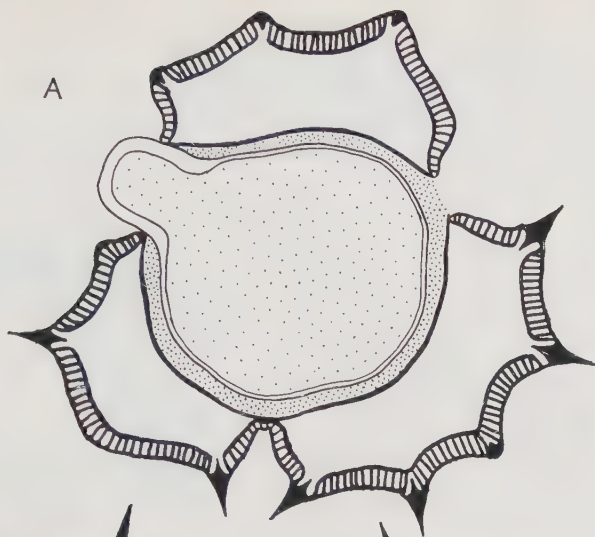
Abkürzungen



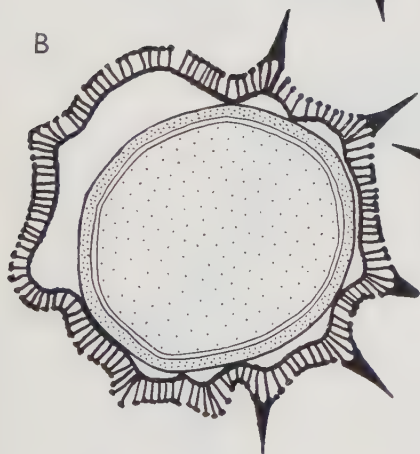
A Abschlußmembran
iB infrategillare Bacula
tB tegillare Bacula
C Stacheln
D Stützmembran
F Fettsubstanz
H Hohlraum
I Intine
M Mittelschicht
N Nexine (N_1 , N_2)

P Protoplasma
S Sexine
T Tegillum
1 aperturale Lacuna
2 paraperturale Lacuna
3 interaperturale Lacuna
4 äquatoriale Lacuna
5 polare Lacuna
6 abaperturale Lacuna

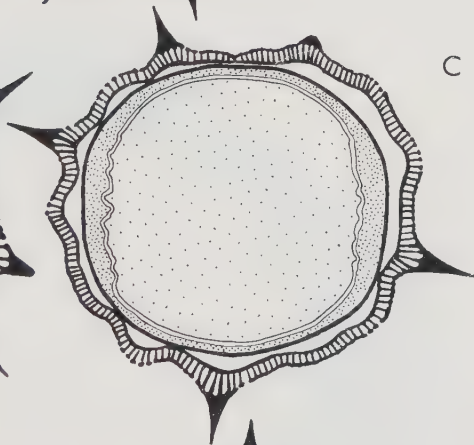
A



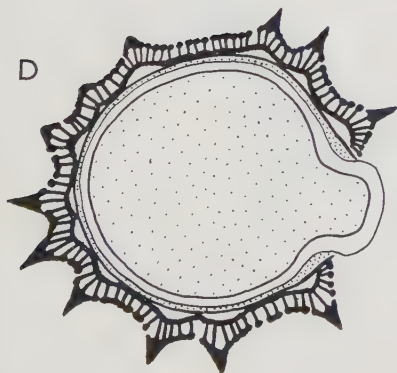
B



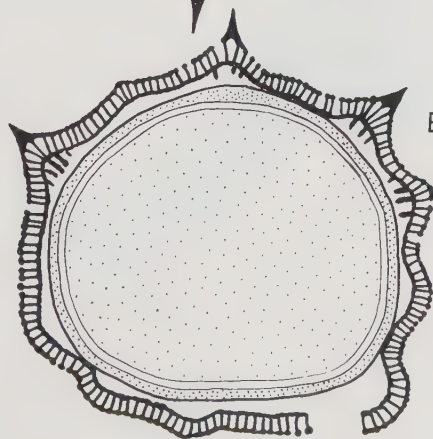
C



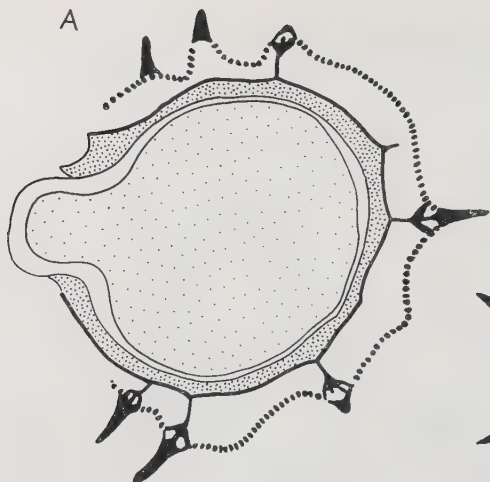
D



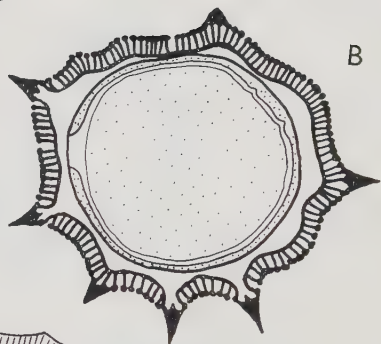
E



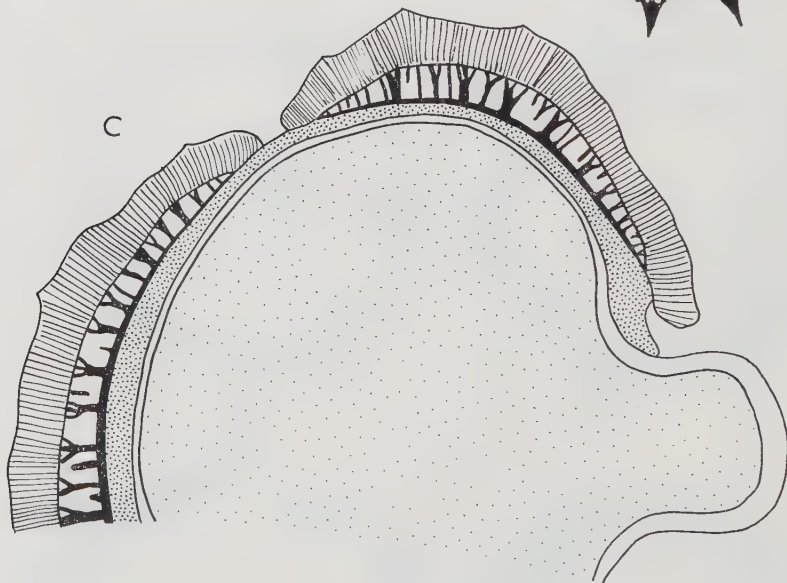
A



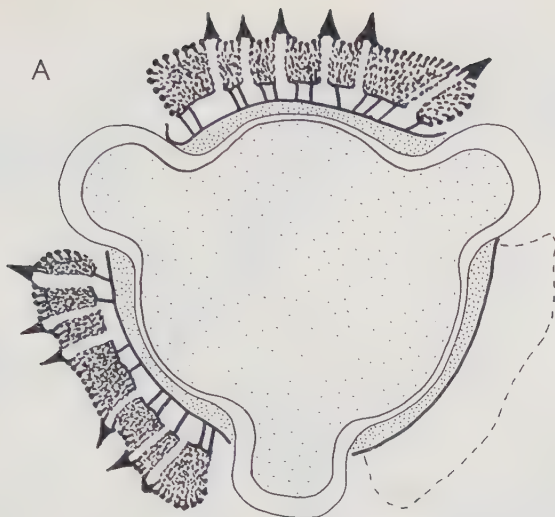
B



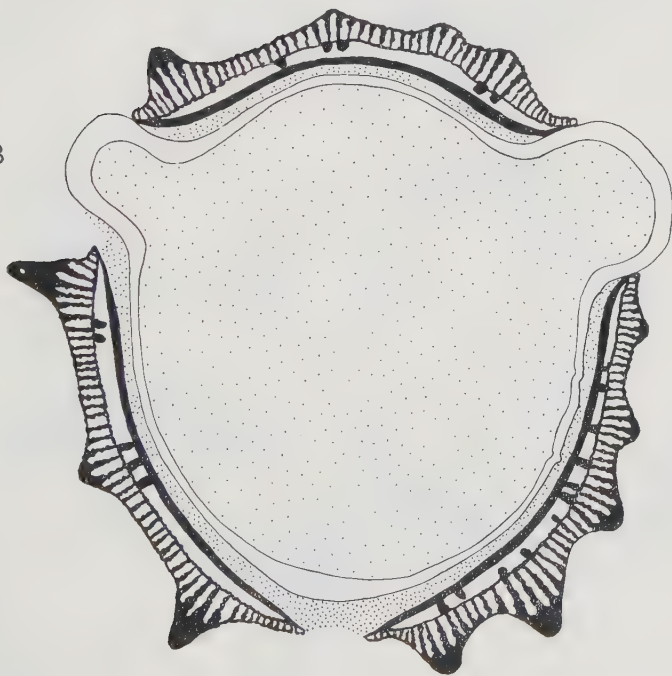
C

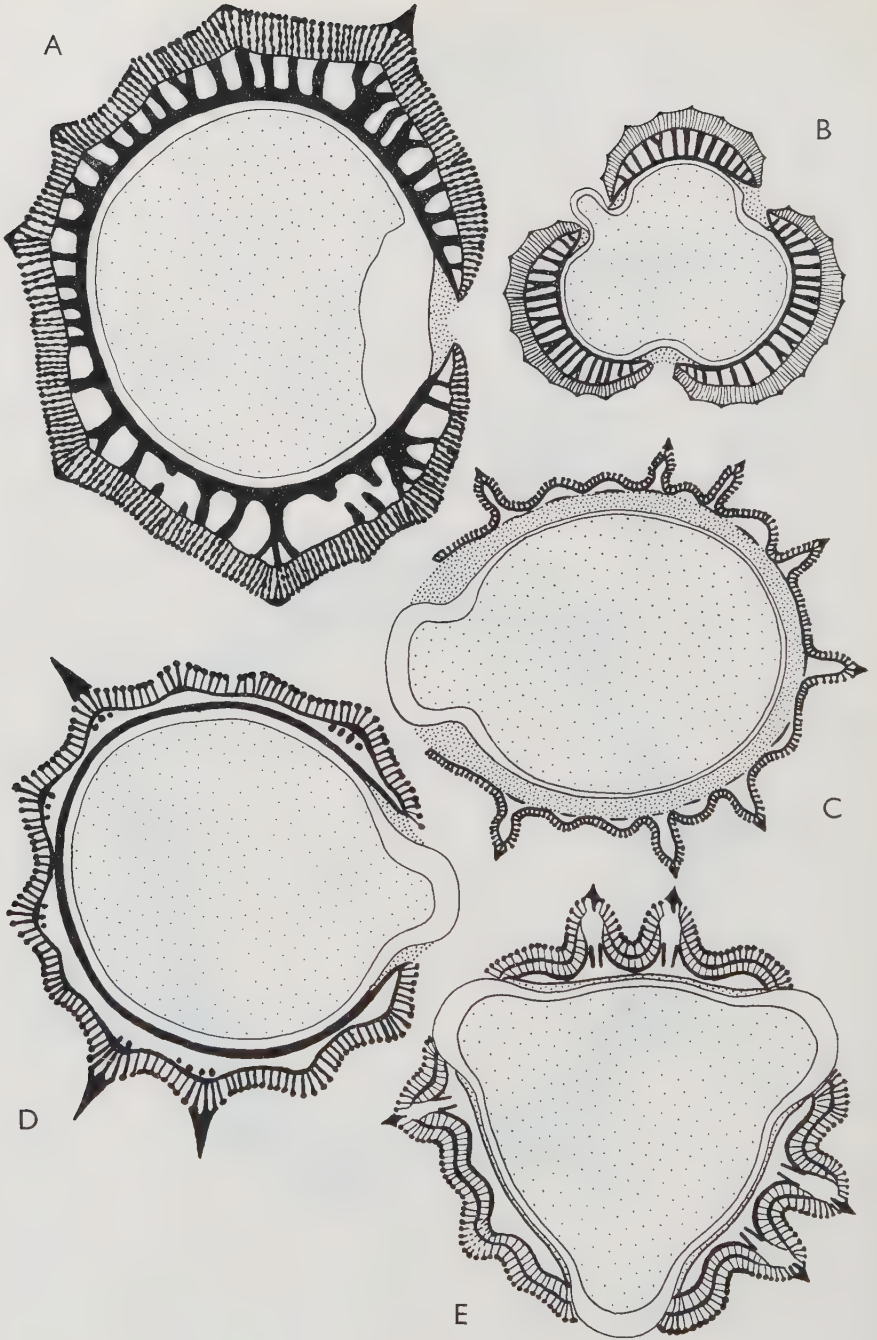


A

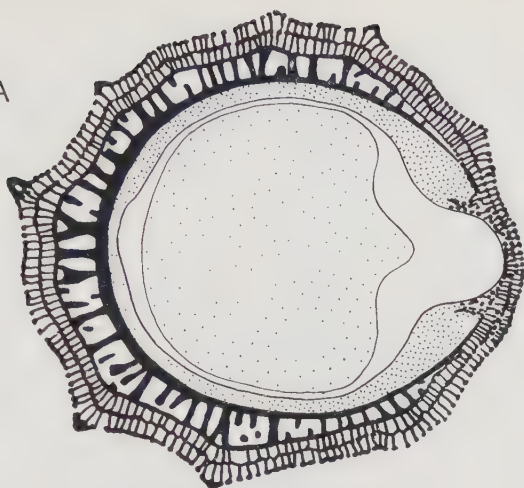


B

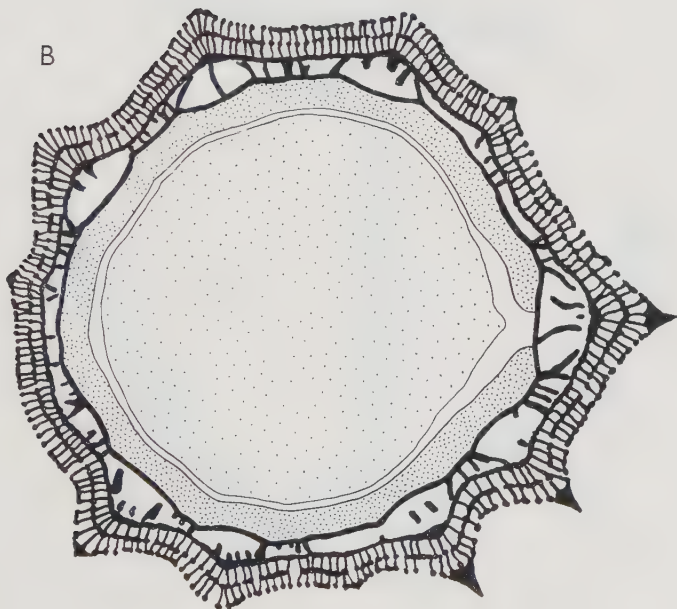


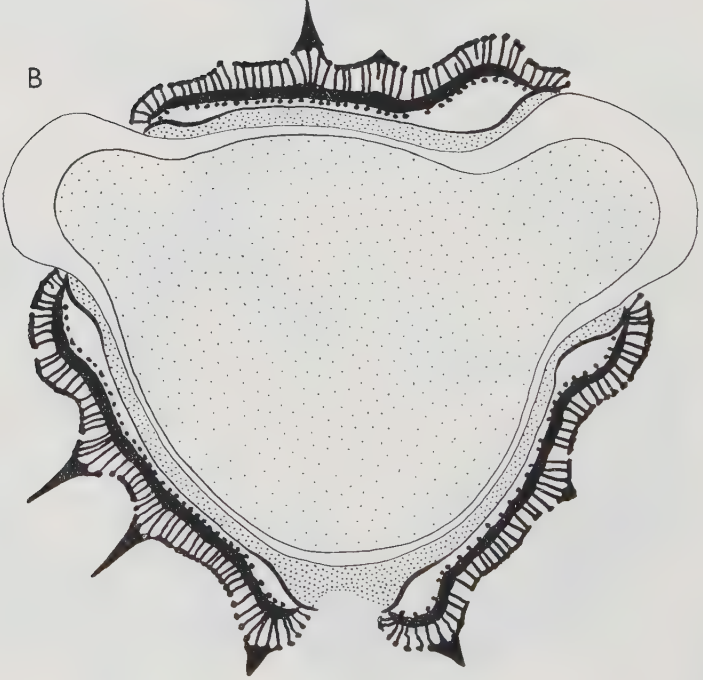
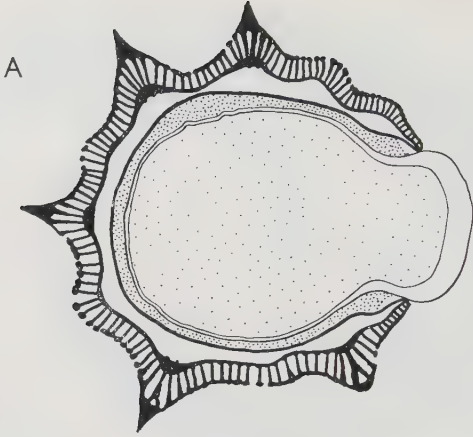


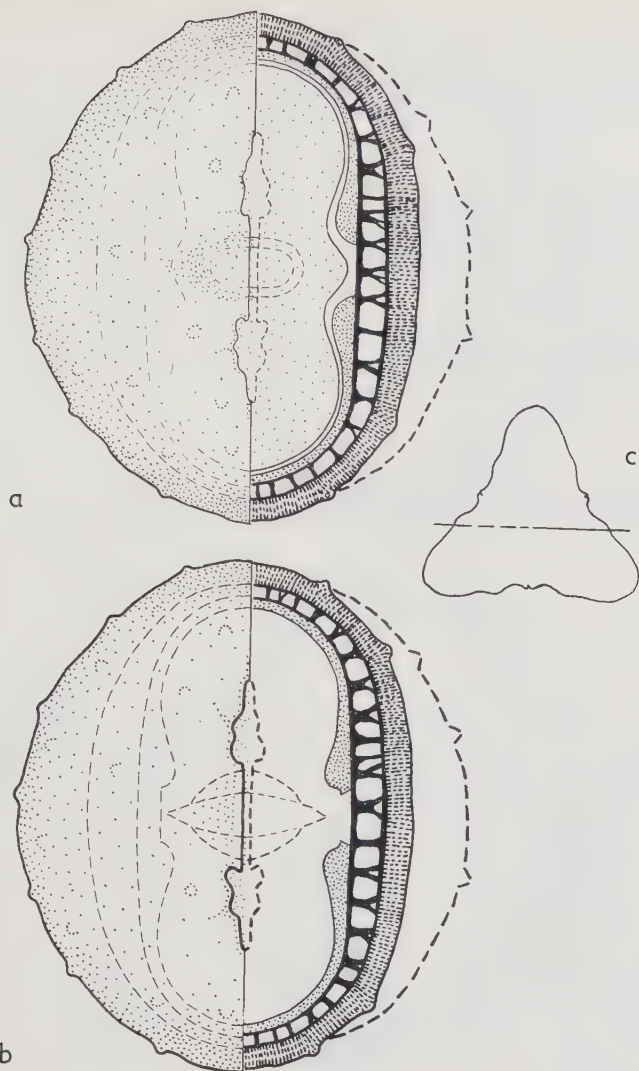
A

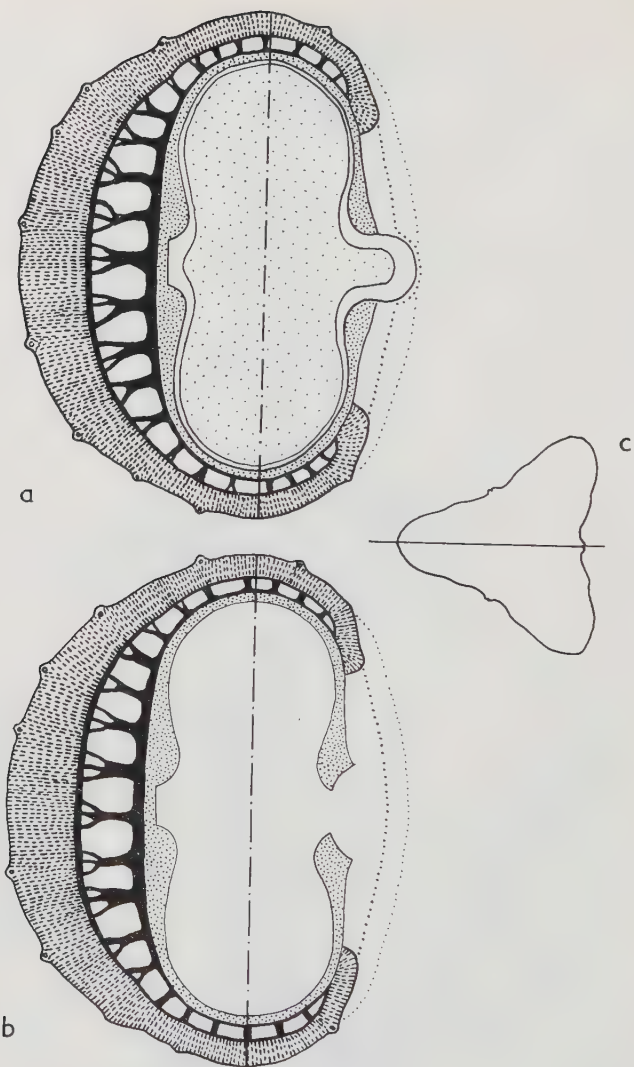


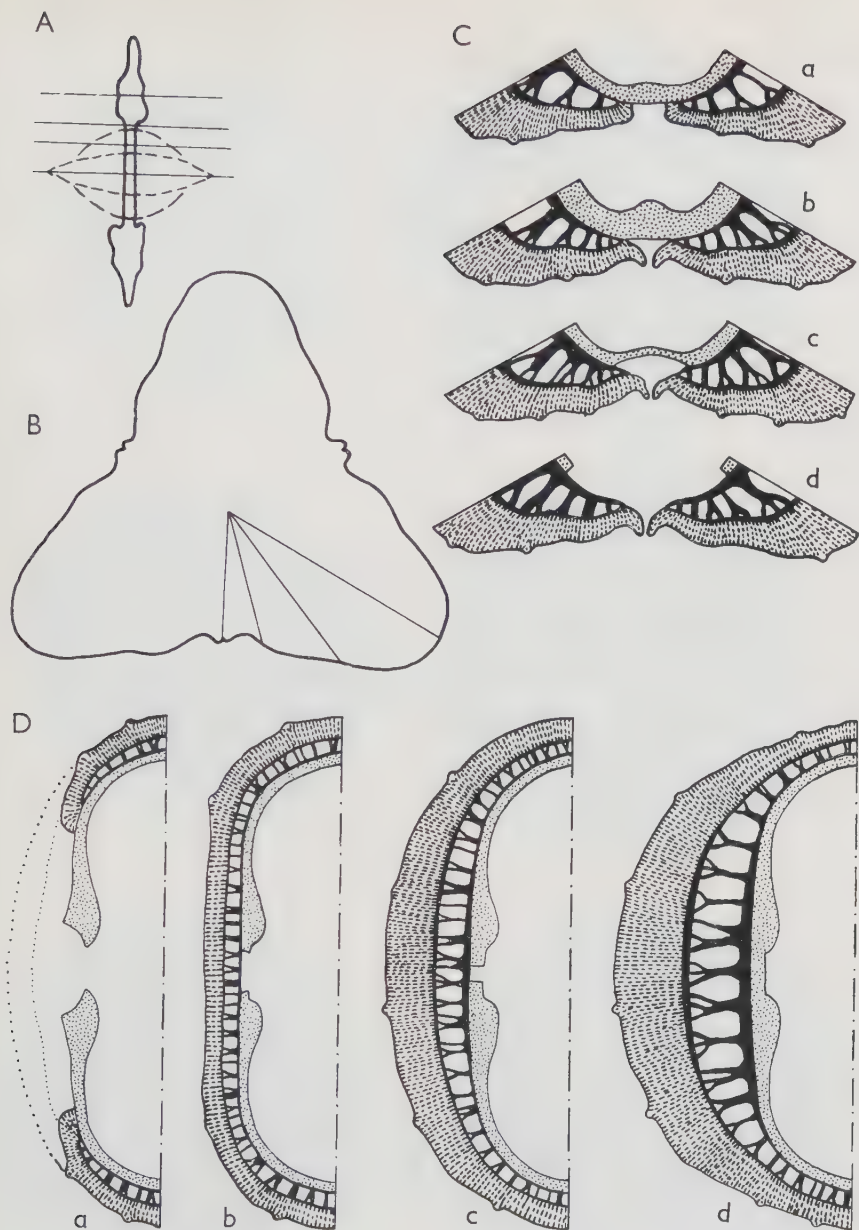
B

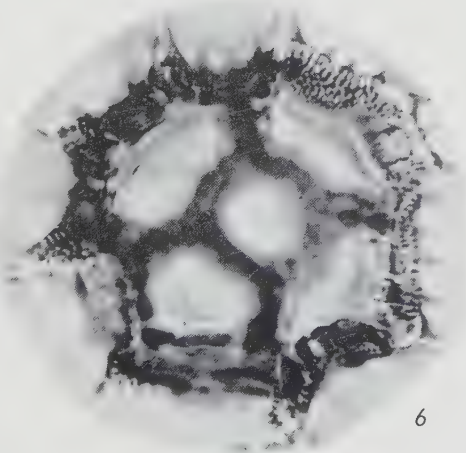
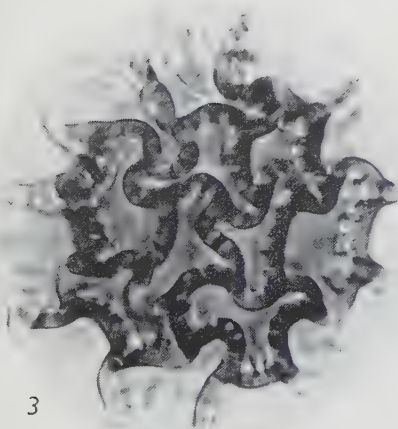
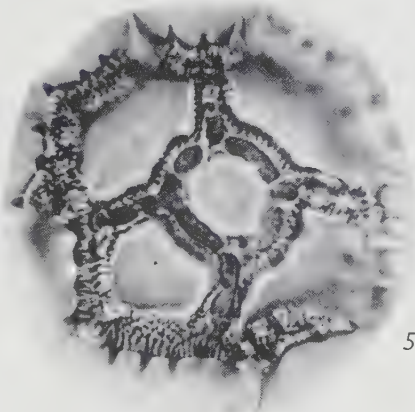
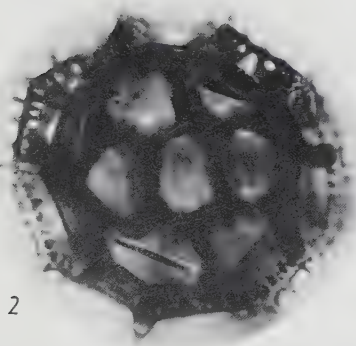
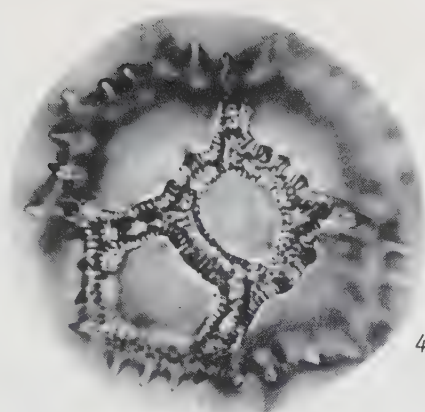
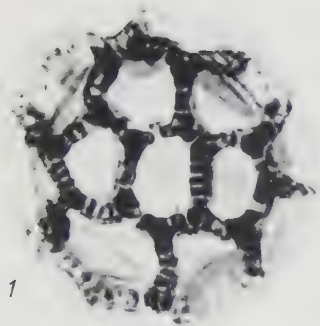


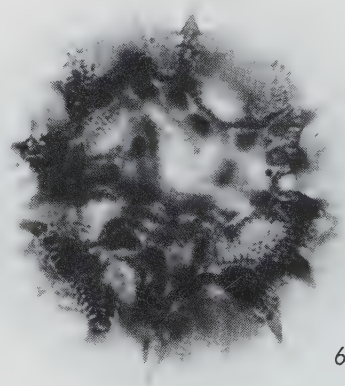
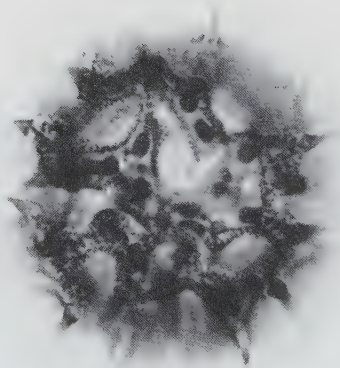
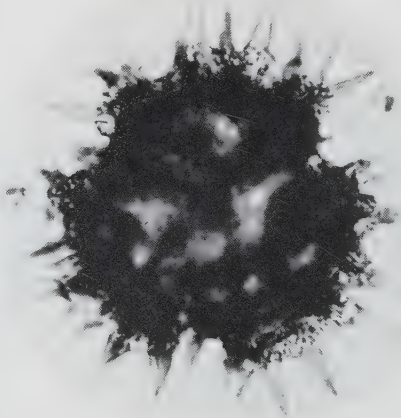
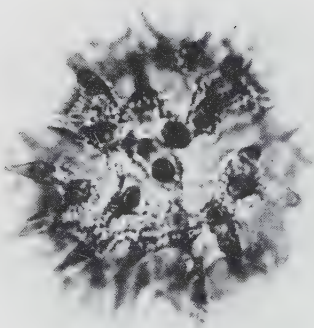
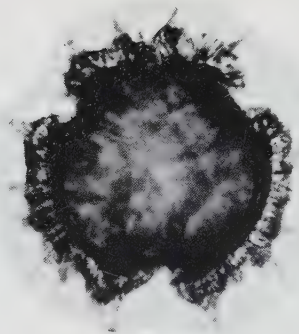
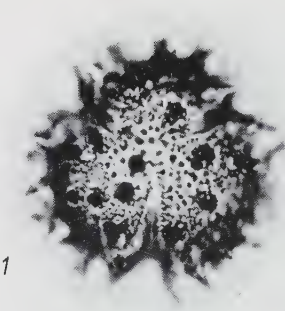


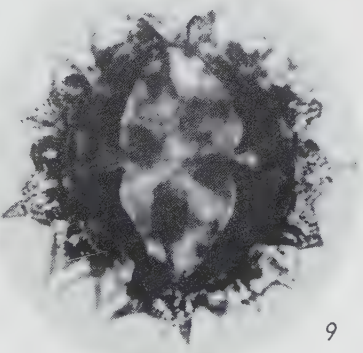
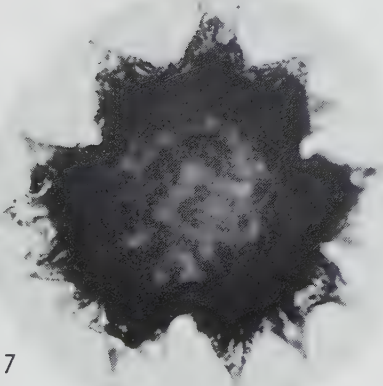
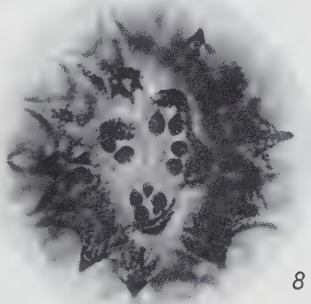
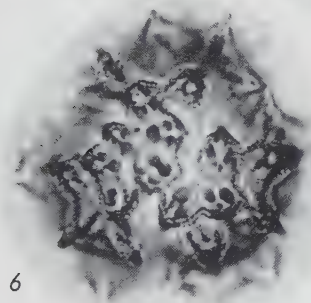
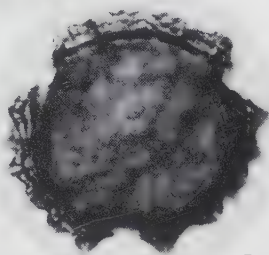
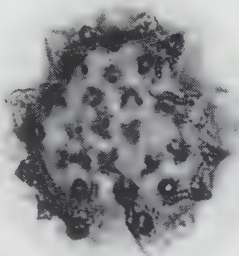
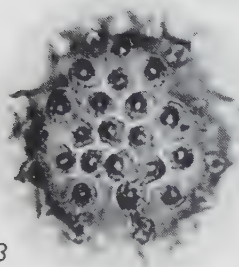
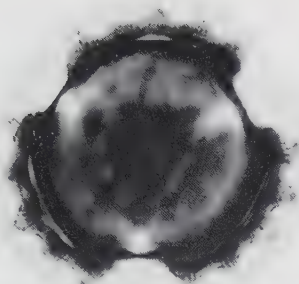
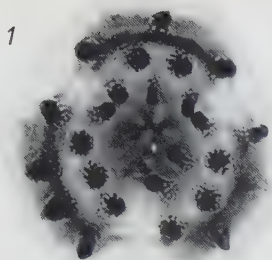


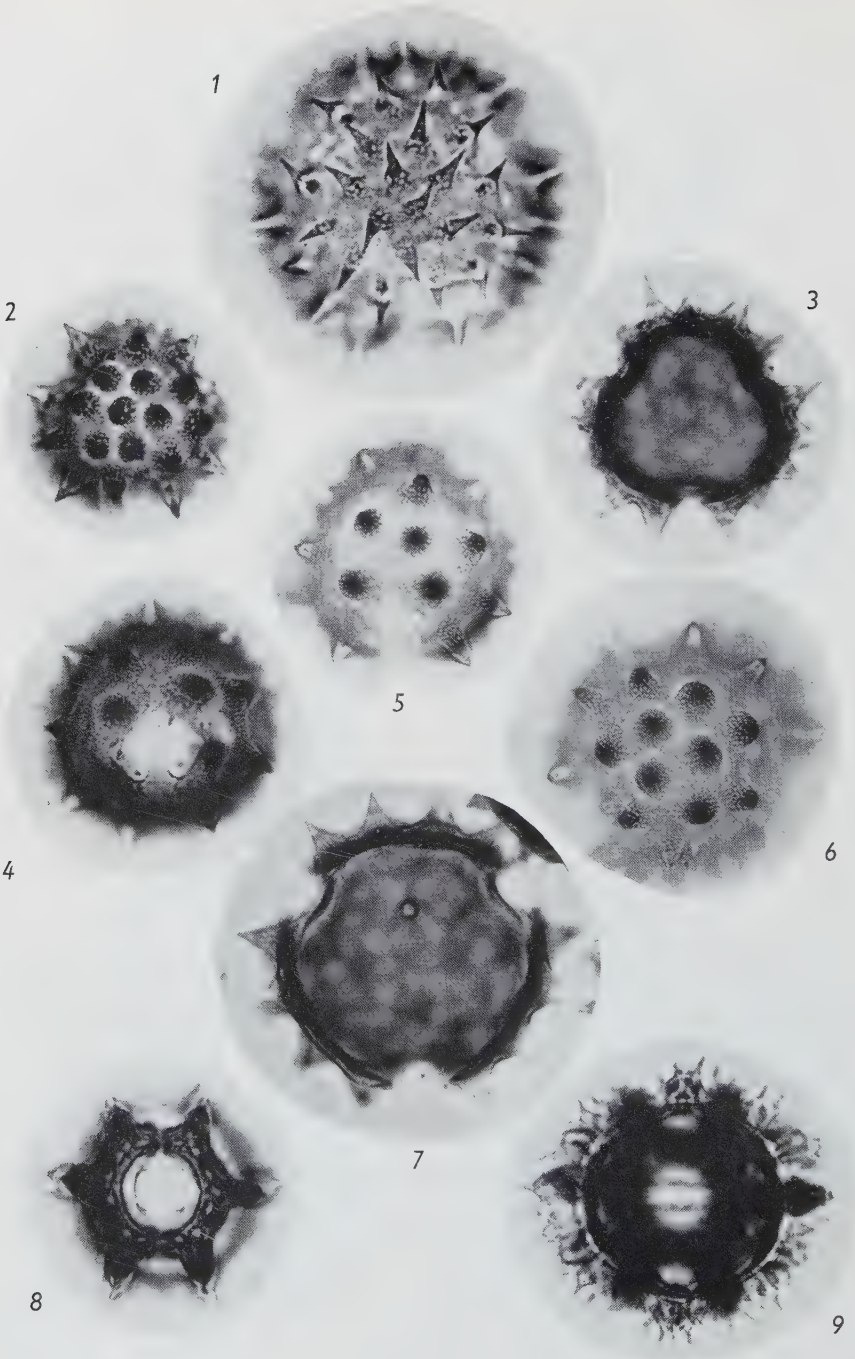


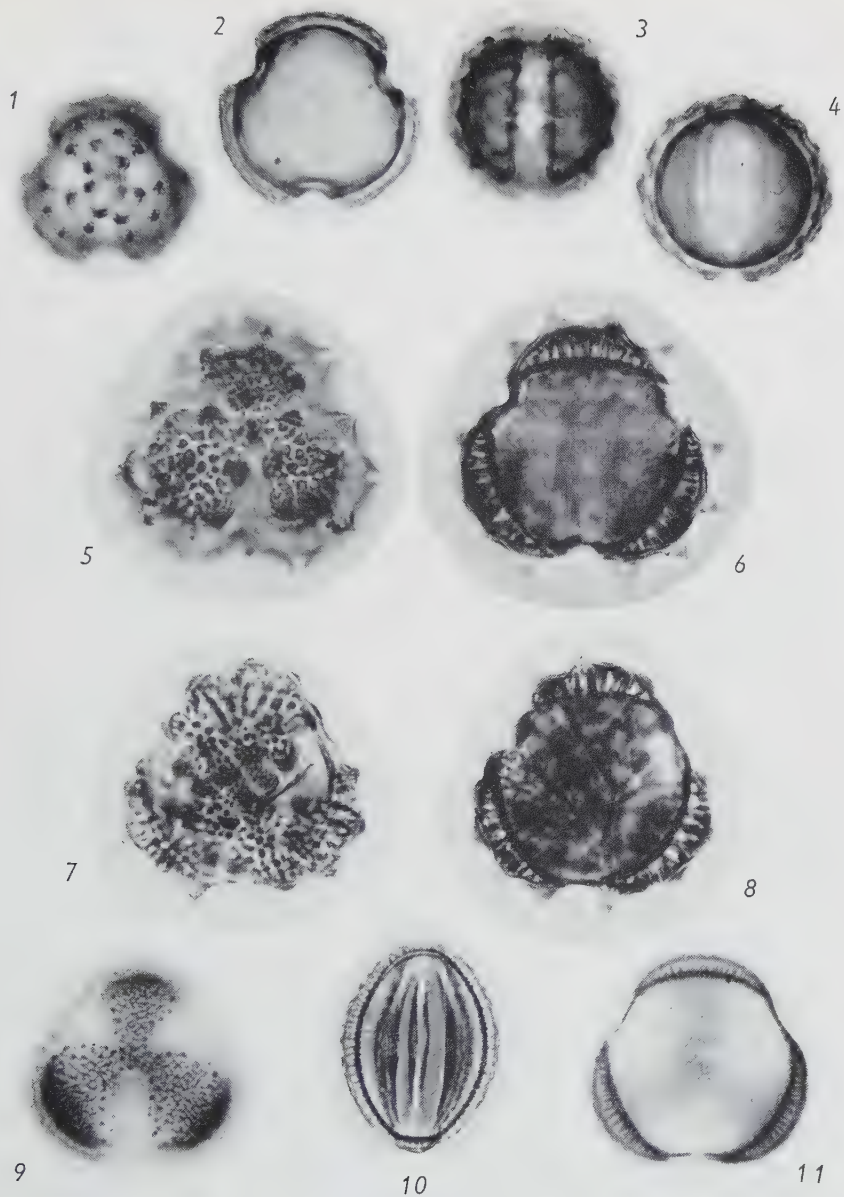


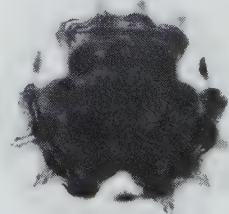
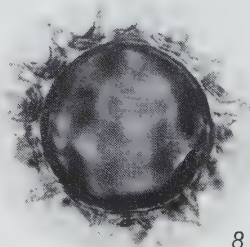
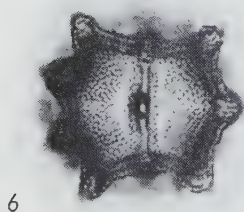
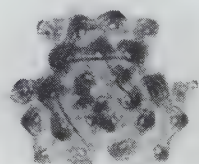
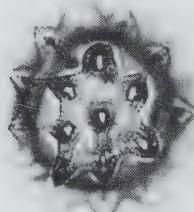
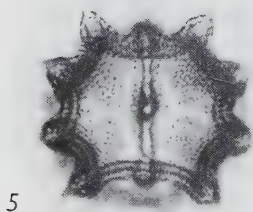
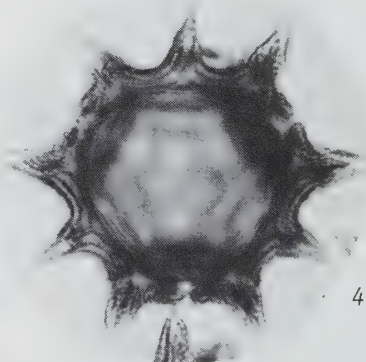
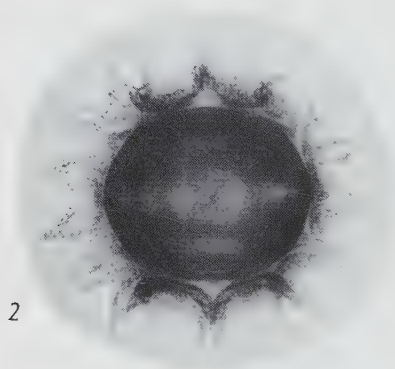
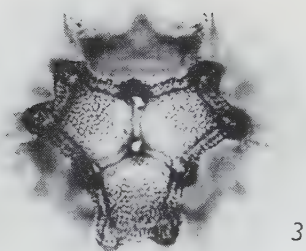
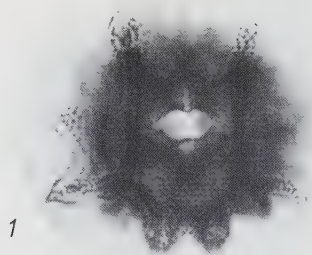


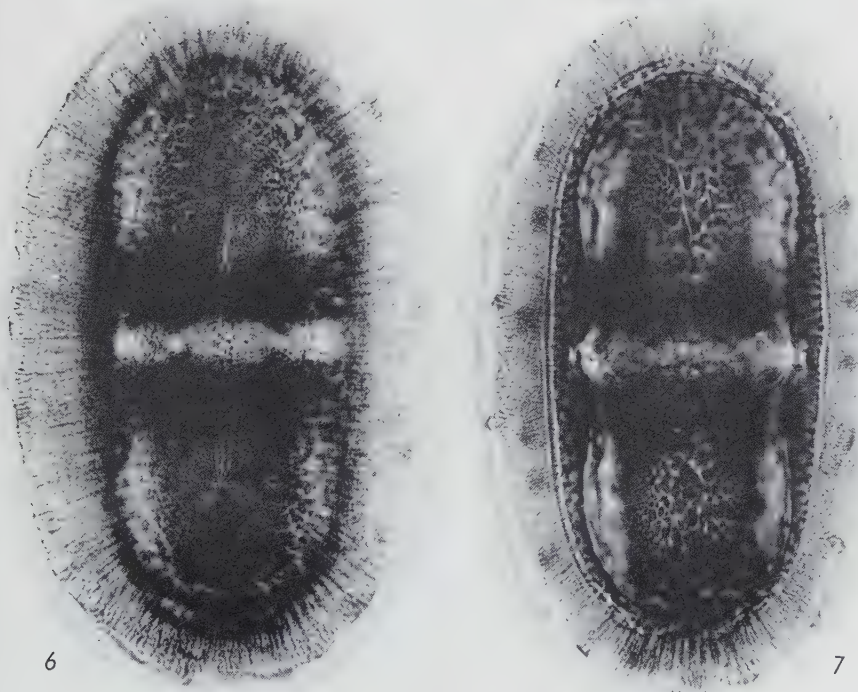
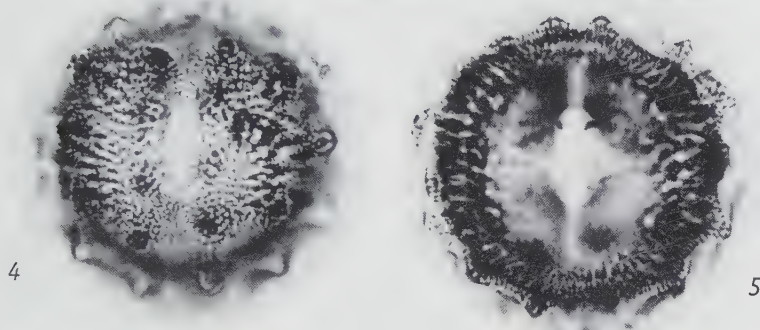


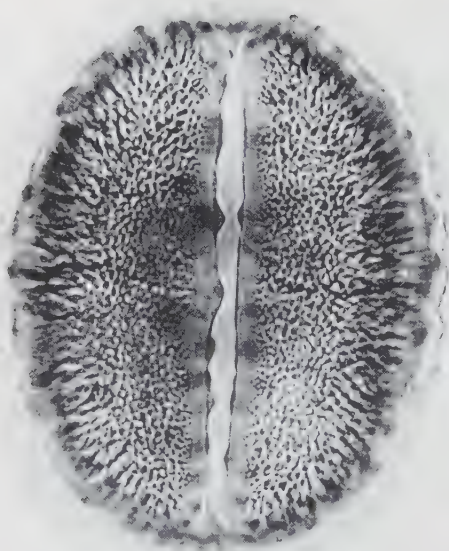




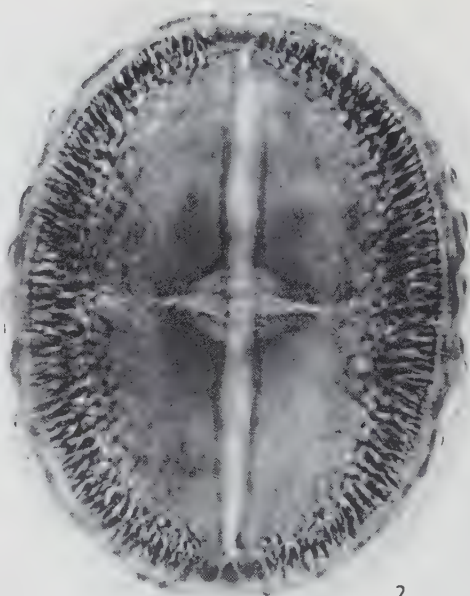




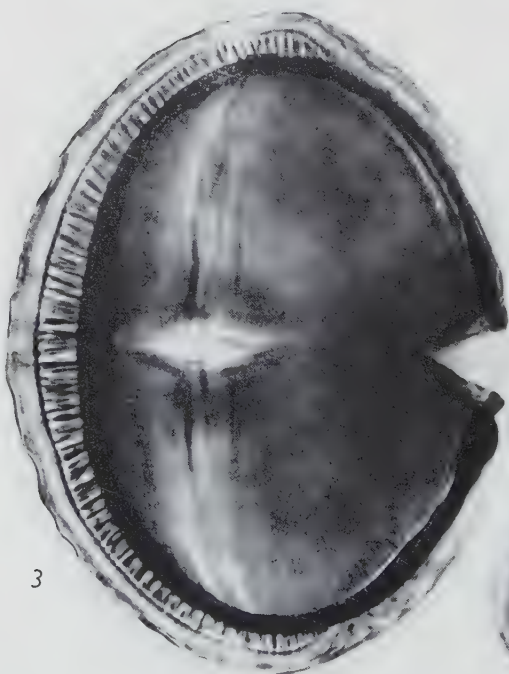




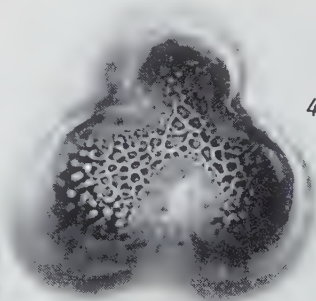
1



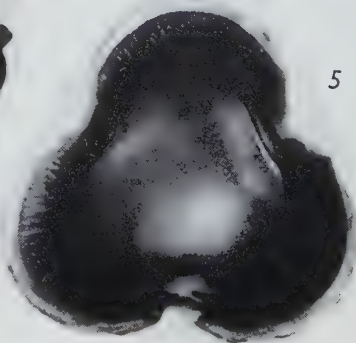
2



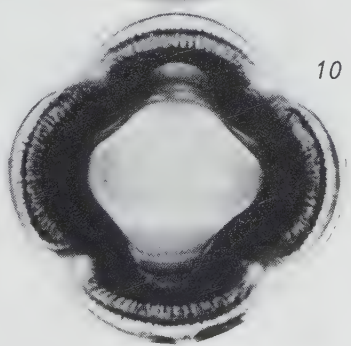
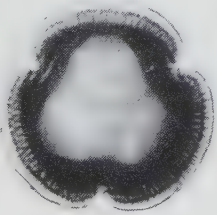
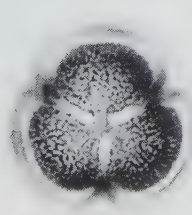
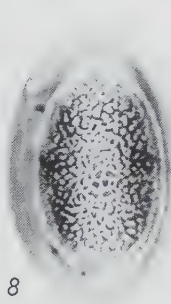
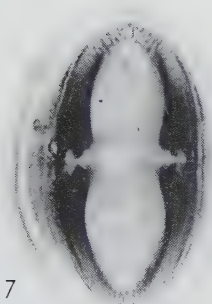
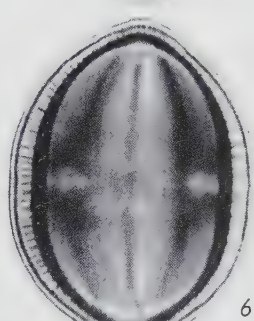
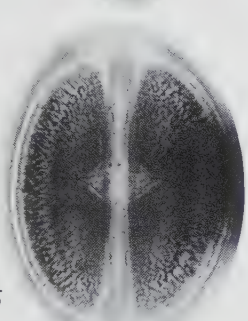
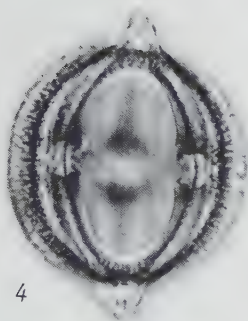
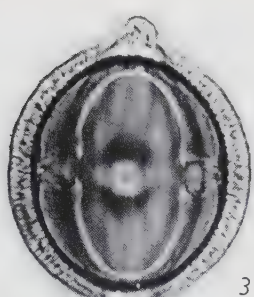
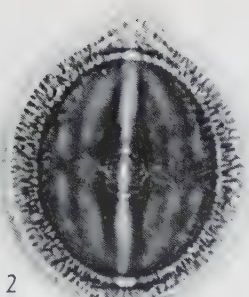
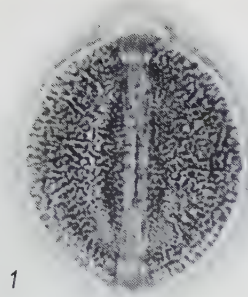
3

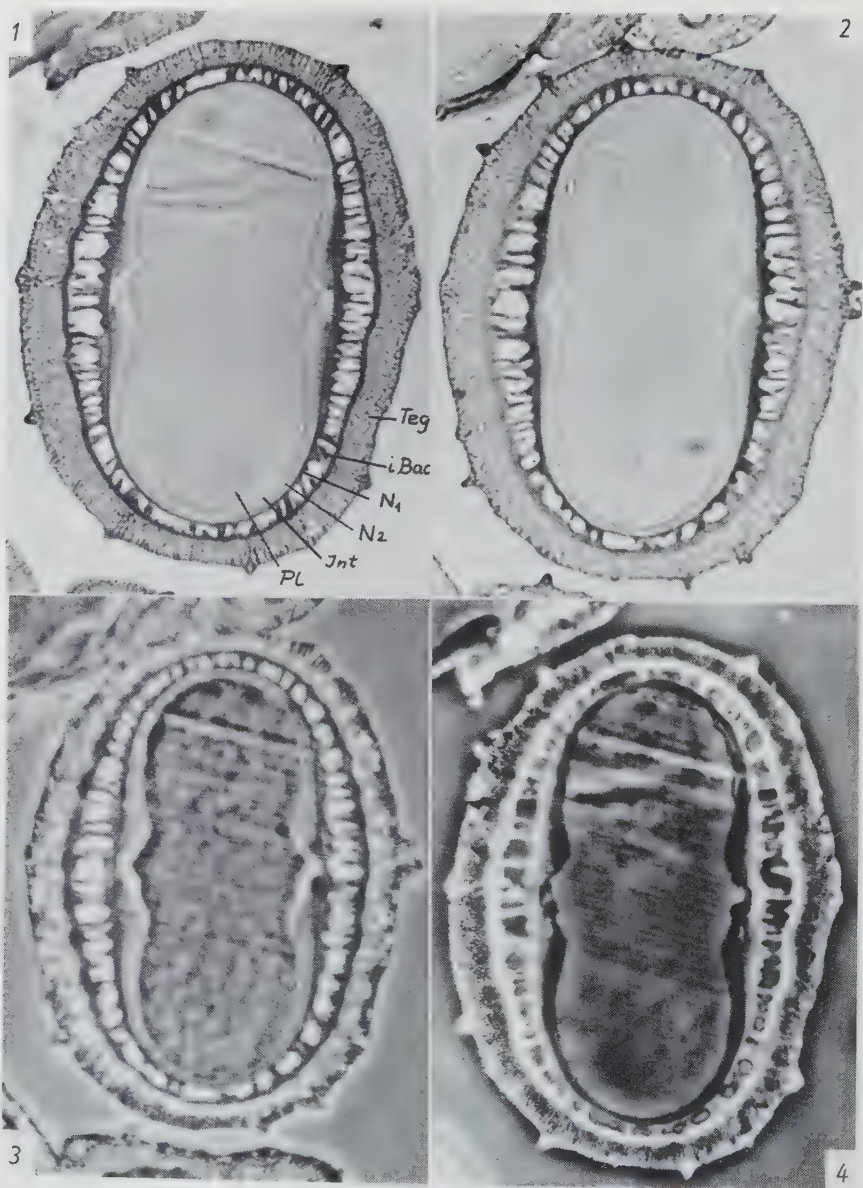


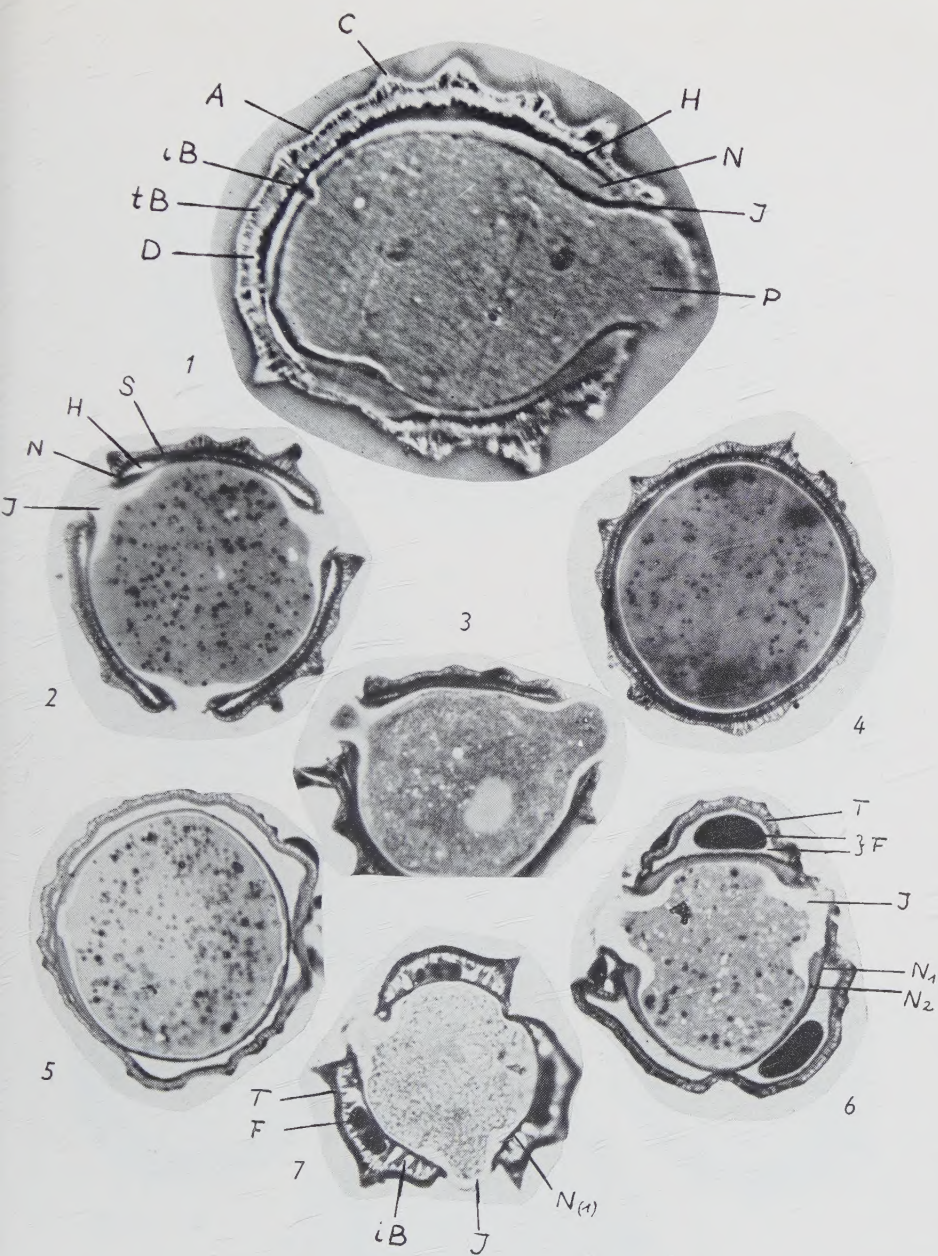
4

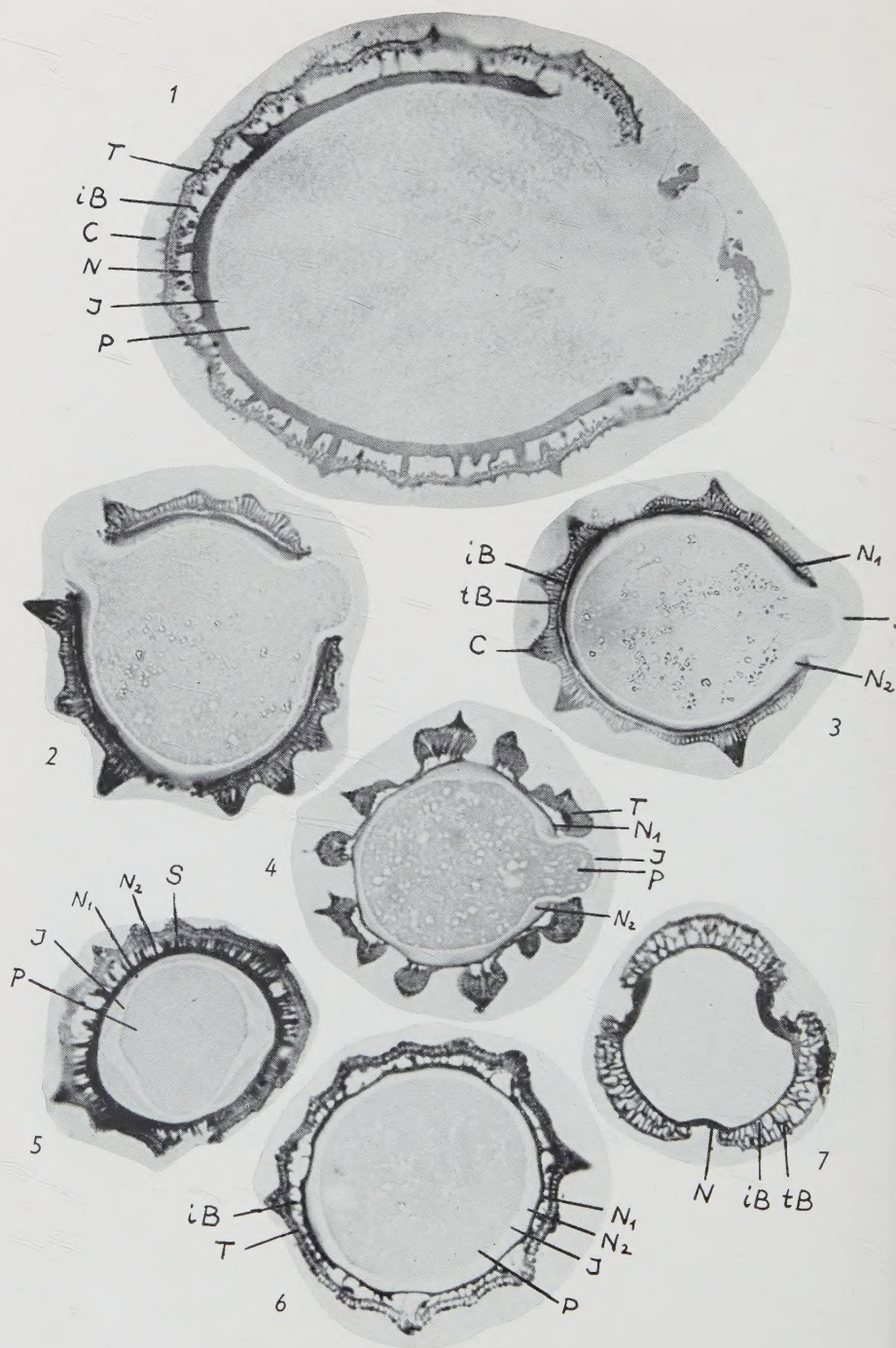


5









CONTENTS

1. BRADLEY, D. E., The Electron Microscopy of Pollen and Spore Surfaces	3
2. ROWLEY, JOHN R., The Exine Structure of "Cereal" and "Wild" Type Grass Pollen	9
3. SITTE, P., Die optische Anisotropie von Sporodermen	16
4. STIX, E., Pollenmorphologische Untersuchungen an Compositen . .	41
5. ASK-UPMARK, E., On a New Treatment of Prostatitis	115
6. HELANDER, E., Hay Fever and Pollen Tablets	119
7. ERDTMAN, G., Literature on Basic Palynology	124